

PROTOPLASMA MONOGRAPHIEN

DREIZEHNTER BAND

PATHOLOGIE DER PFLANZENZELLE

TEIL II

PATHOLOGIE DER PLASTIDEN

VON
ERNST KÜSTER

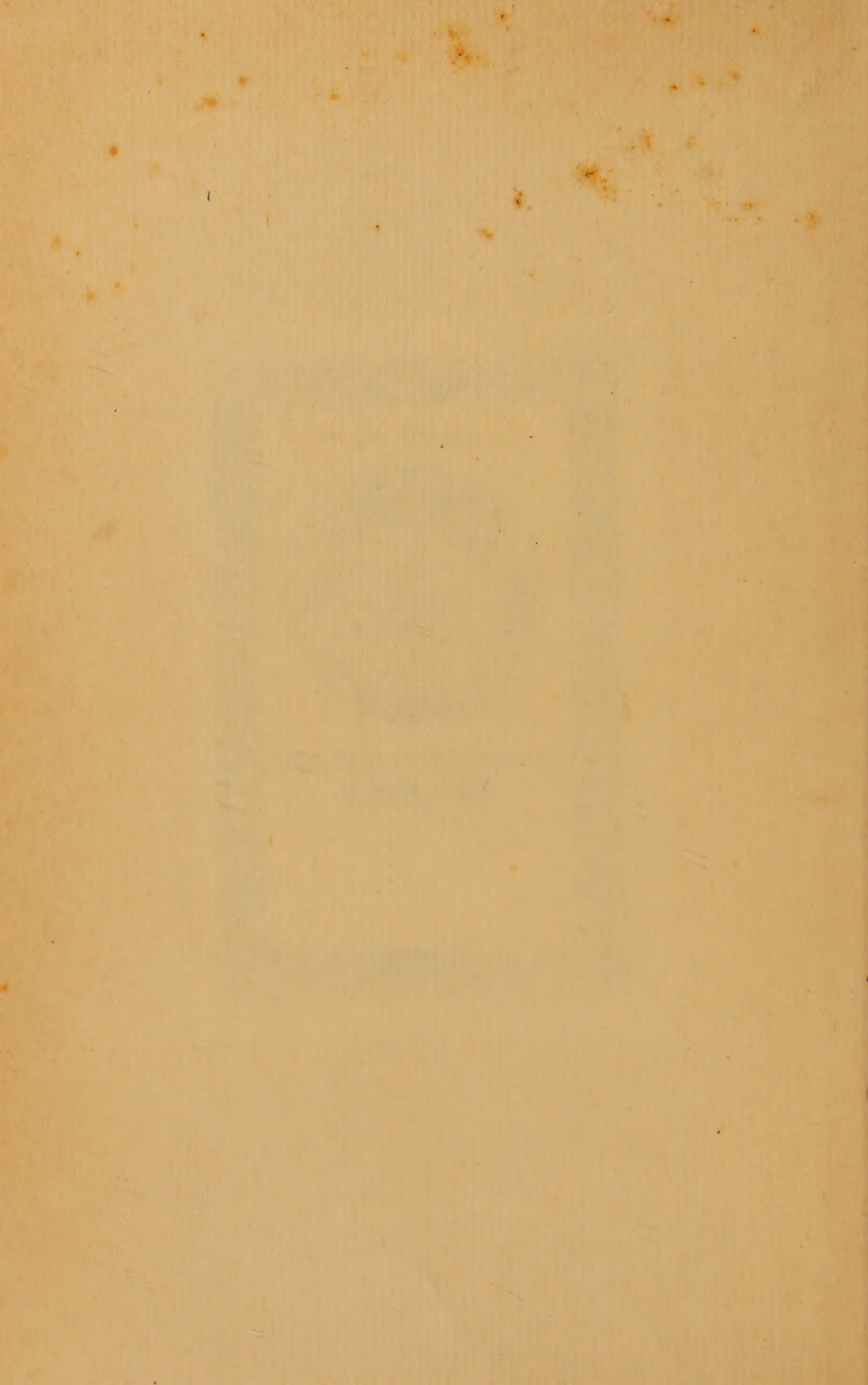
Gebrüder Borntraeger Berlin

ex libris



UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

946
113



PROTOPLASMA-MONOGRAPHIEN

BAND XIII

KÜSTER, PATHOLOGIE DER PFLANZENZELLE

TEIL II

PATHOLOGIE DER PLASTIDEN

Protoplasma-Monographien

Herausgegeben von R. CHAMBERS (New York), B. FAURÉ-FREMIET (Paris),
H. FREUNDLICH (London), E. KÜSTER (Gießen), F. E. LLOYD (Montreal),
H. SCHADE (Kiel) †, W. SEIFRIZ (Philadelphia), J. SPEK (Heidelberg), W. STILES
(Birmingham). Redigiert von F. WEBER (Graz)

BAND XIII

Pathologie der Pflanzenzelle

TEIL II

Pathologie der Plastiden

von

Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Gießen

Mit 91 Textabbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Koester Ufer 17

1937

Pathologie der Pflanzenzelle

TEIL II

Pathologie der Plastiden

von

Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Gießen

Mit 91 Textabbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Koester Ufer 17

1937

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright 1937 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

40-856

Q457
P. 946
V. 13

Vorwort

Erheblich später als ich nach dem Abschluß meiner 1929 erschienenen Monographie (Pathologie der Pflanzenzelle Teil I) es plante, komme ich zu der Fertigstellung des vorliegenden zweiten Bandes.

Die Gründe der Verzögerung liegen nicht nur in dem Umstande, daß mich eine Reihe von Jahren Arbeiten, deren Abschluß mir besonders am Herzen lag, allzu stark in Anspruch nahmen, und daß die von Jahr zu Jahr gehegten Pläne, an einer biologischen Mittelmeerstation mich nochmals mit oft studierten Objekten eingehend zu befassen und erneut die Plastiden der Siphoneen, der Braun- und Rotalgen unter wechselnden äußeren Umständen zu studieren, leider nicht zur Verwirklichung zu bringen waren; die Gründe liegen vielmehr zum größten Teil in den Schwierigkeiten, die der Stoff selbst mit sich bringt, und die in vielen Punkten eine zusammenfassende Behandlung der Plastidenpathologie auch heute noch verfrüht erscheinen lassen.

Die Schwierigkeiten, die einer befriedigenden monographischen Behandlung unseres Themas im Wege stehen, sind zweierlei Art. Ich sehe sie zunächst darin, daß in die Struktur pathologisch veränderter Plastiden in vielen Fällen bisher nur unvollkommene Einsicht zu gewinnen gewesen ist; am lebenden Material sind oftmals nur höchst unklare Bilder zu finden; klarer mögen die an fixierten und gefärbten Zellen erreichbaren wohl sein, glaubwürdiger wollen sie mir nicht scheinen. Die andere Gruppe von Schwierigkeiten macht sich für den um entwicklungsmechanische Einsicht Bemühten bei jedem Schritte fühlbar: es will vielen Anomalien gegenüber vorläufig nicht gelingen, die Bedingungen zu ermitteln, unter welchen sie erscheinen, und

recherch # 64916 27/14 8 Oct 7.00

durch deren Verwirklichung der experimentell arbeitende Zytologe sie an den Plastiden zuverlässig hervorzurufen vermöchte; Zellen, die wir im Experiment völlig gleichen Bedingungen ausgesetzt zu haben glauben, enthalten oftmals sehr ungleichartig geformte und gebaute Plastiden; ja in vielen Objekten kann gar nicht selten der Plastidenbesitz einer und derselben Zelle auffallend verschiedene Veränderungen unter anomalen Bedingungen durchmachen; offenbar sind innere Bedingungen hierfür verantwortlich zu machen, über die wir wenig oder gar nichts wissen, und auf die wir im Experiment sicheren Einfluß zu gewinnen nicht immer in der Lage sind. Wir werden auf die hier erörterten Schwierigkeiten immer wieder zurückzukommen haben.

Wenn ich mich trotzdem entschließe, das über die Pathologie der Plastiden bisher Ermittelte in Kürze zusammenzustellen, so geschieht es in der Hoffnung, daß mein Bericht die Anteilnahme der experimentell arbeitenden Zytologen an einem der Förderung noch dringend bedürfenden Kapitel der Zellenlehre stärken möchte. —

Ich bin bei meiner Arbeit im Laufe der vergangenen Jahre von vielen Seiten in außerordentlich dankenswerter Weise unterstützt worden. Vor allem danke ich hier der OSANN-BEULWITZ-Stiftung in Gießen und der Deutschen Forschungsgemeinschaft in Berlin für die mir zuteil gewordene Förderung. Ich danke ferner der Zoologischen Station zu Neapel, die mich so oft mit lebendem Material zu unterstützen die Güte gehabt hat. Viele Kollegen und Freunde gaben mir wertvolle Ratschläge und Auskünfte, namentlich die Herren Prof. BERTALANFFY (Wien), Prof. BEAUVERIE (Lyon), Prof. BUSCALIONI (Bologna), Prof. CERMAK (Gießen), Prof. GUILLIERMOND (Paris), Dr. h. c. E. LEITZ (Wetzlar), Prof. MARESQUELLE (Straßburg) und Prof. F. WEBER (Graz). Fräulein Dr. SCHÖNLEBER hat mich bei der Herstellung und Durchsicht vieler Präparate verständnisvoll unterstützt; Frl. LOTTE MÜLLER (Solingen-Ohligs) verdanke ich einen großen Teil der hier veröffentlichten Abbildungen. Der Herr Verleger hat mich durch die schöne Ausstattung, die er dem Buche gegeben hat, wieder sehr zu Dank verpflichtet.

Von den 91 Abbildungen die den Text erläutern, werden 60 zum ersten Male hier veröffentlicht; die übrigen sind früheren Arbeiten des Verfassers oder den Veröffentlichungen anderer Autoren entnommen.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit war bereits im November 1936 fertiggestellt. Von den Veröffentlichungen, die mir später zugänglich wurden, habe ich manche noch erwähnen, aber nicht alle so eingehend verwerten können, wie ich es gewünscht hätte.

Gießen, April 1937

Küster

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort	V
Einleitung	1
Erstes Kapitel: Formwechsel	2
1. Zwangsformen	2
Normale Zwangsformen	2
Wirkung der Zentrifugierung	3
Wiederherstellung der Form nach Schleuderung	4
Abnorme aktive Lagerung	5
Wirkung der Plasmolyse	6
Wirkung der Deplasmolyse	7
Wirkung der Plasmoptyse	8
Verschiebungen im Protoplasma	8
2. Abnorme Gestaltung durch Wachstum	10
Gesteigertes Wachstum plattenförmiger Plastiden	10
Wirkung abnormer Zellenform	11
Windungsrichtung der Schraubenbänder von Spirogyra	12
Abnormes Längenwachstum	14
Dreischenkelige Formen	16
Verzweigungen	18
Ungerichtetes Wachstum	20
Wirkung der Zentrifugenbehandlung auf das Wachstum	21
Akzessorische und vertizillate Plastiden	22
Schleierbildung	24
Größe der Plastiden	25
Wirkung von Infektionen	26
Panaschierung	26
Diploide und polyploide Zellen	27
Hyperplastidie	27
3. Kapillare Kontraktion und Expansion	28
Wirkungen des Lichtes und der Temperatur	29
Kontraktion der Schraubenbänder und Plasmoschise bei Spirogyra	31
Kontraktion bei Zygnema	35
Kontraktion bei Mesocarpus u. a.	37
Amöboider Formwechsel	40
Verhalten der Rhodoplasten	44
Fusion bei den Schraubenbändern bei Spirogyra	45
Granulisation	46

	Seite
4. Teilung	47
Unvollkommene Teilungen.	48
Inäquale Teilungen	49
Chlorophyllkörner der höheren Pflanzen und Moose	51
Plastidenketten.	53
Zersplitterung der Plastidensubstanz	54
5. Reduktion	55
Niedere Organismen	55
Höhere Pflanzen	56
Herbstliches Vergilben	56
Sexuell gereizte Zellen	57
Panaschierung	57
Zweites Kapitel: Strukturwechsel	58
1. Stärke, Pyrenoide	64
Überlastung der Plastiden mit Stärke	64
Verteilung der Pyrenoide	68
Reduktion und Zerfall der Pyrenoide	68
Ausbrechen der Pyrenoide.	69
Pyrenoidfreie Plastiden	69
2. Agglutination	70
Symptome der Agglutination	70
Deformation der Plastiden durch Vakuolen	72
Fusion	76
Panaschierte Pflanzen	83
3. Quellung und Vakuolisierung	84
Quellungsdeformationen	84
Normale Quellungen	85
Pathologische Quellungen	86
Zerfallerscheinungen	92
Eigenschaften der Vakuolen	94
Inhaltsbestandteile der Vakuolen.	102
Platzen der Vakuolen	102
Derbwandige Vakuolen	102
Osmotisches Verhalten der Vakuolen	103
Ungleiche Resistenz der Plastiden	104
Männliche Gameten von Spirogyra	105
Chromoplasten	106
Leukoplasten.	108
Chondriosomen	109
4. Lipophanerose	110
Chloroplasten	111
Chromoplasten, Leukoplasten, Chondriosomen	112
5. Entquellung	113
Einfluß der Plasmolyse	114
Streifung der Plastiden	115

	Seite
6. Nekrose, Schraubenplasmolyse	121
Erstarrung und Bruch der Plastiden	122
Zellulose Degeneration	124
Mumifikation	124
Inklusionen	125
Farbstoffkristalle, Myelinfiguren usw.	125
Anhang: Farbwechsel	126
Chlorophyllolyse	129
Chlorolyse	129
Teilung der Plastiden	130
Literaturverzeichnis	131
Sach- und Namenregister	144
Autorenregister	150

Die Anomalien, die an Plastiden wahrnehmbar werden, beziehen sich auf ihre Form, auf ihre Struktur und ihre Farbe.

Wir wollen versuchen, alle für uns in Betracht kommenden Erscheinungen in zwei Kapitel zu ordnen und wollen zunächst die des abnormen Formenwechsels, später die eines abnormen Strukturwechsels behandeln, schließlich den Vorgängen des abnormen Farbenwechsels einige Worte widmen. Wir verhehlen uns freilich nicht, daß auf dem Wege der angedeuteten Einteilung unseres Hauptstoffes scharfe Grenzen zwischen zahlreichen Gruppen anomaler Erscheinungen nicht zu gewinnen sein werden. Wenn wir trotzdem die soeben vorgeschlagene Anordnung unseres Stoffes auf den nachfolgenden Seiten durchzuführen bemüht bleiben wollen, so geschieht es deswegen, weil auf dem skizzierten Wege wenigstens eine übersichtliche Anordnung weitverbreiteter Krankheitsbilder — wie wir hoffen — zu gewinnen sein wird. In sehr vielen Fällen wird freilich da, wo die Formen der Plastiden abnorm sind, auch eine abnorme Struktur wahrnehmbar sein, und in vielen anderen Fällen werden wir mit der Annahme gewiß nicht fehlgehen, daß abnorme Formen irgendwie auch da mit einer Änderung der Struktur der Plastiden sich verbinden, wo eine solche Struktur-anomalie von Mikroskopikern zunächst nicht erkannt werden kann. — Bei der Durchführung der vorgeschlagenen Stoffeinteilung werden wir diejenigen Krankheitsbilder und Erscheinungen im Formwechselkapitel unterbringen, bei welchen die Änderung der Form das einzige für uns erkennbare Merkmal der Anomalie oder doch wenigstens ihr auffallendstes ist; und ebenso werden wir bei der Auswahl derjenigen Erscheinungen verfahren, welche im zweiten Kapitel als Strukturwechselercheinungen zusammenzustellen sind, weil deutlich erkennbare Änderungen der Struktur das Hauptkennzeichen der vorliegenden Krankheitsbilder abgeben.

I. Kapitel

FORMWECHSEL

Abnorme Formen kommen bei den Plastiden durch abnorm starkes oder abnorm gerichtetes Wachstum zustande. In vielen weiteren Fällen sind abnorme Formen das Resultat von Umgestaltungen, die sich nicht mit Wachstum oder Substanzvermehrung kombinieren; unter den Kräften, welche eine Umgestaltung der Plastiden bewirken können, spielt die Oberflächenspannung offenbar eine besonders wichtige Rolle. Von Zwangsformen wollen wir sprechen, wenn mechanisch wirksame Angriffe den Plastiden irgendeine abnorme Form aufnötigen.

Weitere Kategorien abnormer Formen machen sich bei der unter abnormen Umständen sich vollziehenden Teilung der Plastiden oftmals bemerkbar. Schließlich werden die Erscheinungen der Abmagerung, des Substanzschwundes und der Reduktion zu besprechen sein.

1. Zwangsformen

Von pathologischen Zwangsformen der Plastiden sprechen wir in allen denjenigen Fällen, in welchen durch irgendwelche abnormen mechanischen Angriffe vorübergehend oder dauernd die Plastiden um die Form gebracht werden, in welcher wir sie antreffen, solange lediglich Kräfte der Oberflächenspannung und die modellierenden Kräfte ihrer normalen Nachbarschaft auf sie wirken.

Wenn dichtgelagerte Chloroplasten einer Assimilationszelle zu mosaikartig gruppierten Polygonen geformt werden, so liegt eine Zwangsform vor, die freilich die Anteilnahme des Zellenpathologen nicht in Anspruch nehmen wird, solange die Deformation umkehrbar bleibt, und die Leistungsfähigkeit der Chloroplasten durch sie nicht beeinträchtigt wird. Zwangsweise bewirkte Biegungen langgestreckter und bandförmiger Plastiden,

die auf die Strömung des Protoplasmas zurückzuführen sind, kennen wir von Objekten verschiedener Art; GUILLIERMOND spricht wiederholt (z. B. GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933, 146ff.) von den Formveränderungen, welche Plastiden und Chondriosomen der Blütenorgane von Plasmaströmungen aufgezwungen werden, so daß sie fortwährend ihre Umrisse ändern; der genannte Forscher erwägt indessen die Möglichkeit, daß anhomogene Oberflächenspannungen es sind, die den Formenwechsel der Plastiden bewirken; auf die Deformation der Plastiden durch Plasmaströmungen ist neuerdings CHADEFAUD (1936, 44) mit seinen Beobachtungen an *Euglena* und einigen Braunalgen (*Asperococcus*, *Colpomenia*) zurückgekommen. Diese und manche ähnlichen, durch Zug und Druck bewirkten, auch aus der normalen Zytogenese bekannten Deformationen, ferner die Tordierungen, wie sie durch Raummangel flachen Plastiden aufge nötigt werden können (*Bryopsis*), Deformationen, die die Plastiden dann erfahren, wenn strömendes Protoplasma sie durch enge Passagen treibt (*Codium* — KÜSTER 1933a), werden wir wiederum auf Grund der nämlichen Erwägungen zu den pathologischen Erscheinungen zu rechnen. Wenn aber die Tordierungen zu dauernden Deformationen werden (*Spirogyra* nach Zentrifugenbehandlung u. a.), oder schlingenähnlich gefaltete Chloroplasten nicht mehr zur normalen Form zurückkehren (*Bryopsis* — KÜSTER 1927 a. a. O.; vgl. Abb. 14), oder wenn abnorme Lebensbedingungen bestimmte Deformationen häufig werden lassen (Torsionen bei *Codium* nach Zusatz von 0,5% KNO_3 in Warmkulturen — vgl. W. & H. SCHWARTZ 1930), wenn anomale Teilungen den Plastiden bleibende anomale Einschnürungen aufnötigen, indem eine neugebildete Querwand der Zelle unfertig bleibt (*Spirogyra*, *Mesocarpus*), — so wird die Zugehörigkeit der vorliegenden Zwangsformen zum Pathologischen kaum noch bestritten werden.

Durch äußere mechanische Eingriffe lebende Plastiden zu deformieren, gelingt am schonendsten durch Anwendung der Zentrifuge. Die regelmäßige Schraubenform, die die Plastiden der *Spirogyra*-Zellen haben, läßt sich durch Schleuderung in die verschiedensten Mißformen bringen, und abermals neue abnorme Formen nehmen dieselben Gebilde bei der nachfolgenden Restitution ihres Situs an; die plattenförmigen Plastiden von *Mesocarpus* fälteln sich bei Schleuderung in der Richtung der

Zellenlängsachse in allen oder wenigstens in ihren distalen Teilen zu wellblechartig geformten Gebilden (Abb. 1); an den Plastiden von *Zygnema* lassen sich die oft beschriebenen pseudopodienähnlichen Fortsätze durch Schleudern leicht in abnorme Lage und Richtung bringen (Abb. 2, vgl. auch NORTHERN 1936).



Abb. 1

Aus den Formveränderungen, welche die Plastiden bei Zentrifugenbehandlung erfahren, werden wir in günstigen Fällen auf ihre physikalischen Eigenschaften oder auf die des sie umgebenden Protoplasmas Schlüsse ziehen dürfen; andererseits verdienen die Wirkungen der Plastidendeformation auf die Funktion, auf das reizphysiologische Verhalten der Zelle genauere Untersuchung (Verhalten der nach Schleuderung gekreuzt liegenden *Spirogyra*-Plastiden, phototaktisches Verhalten der durch Zentrifugenbehandlung deformierten *Mesocarpus*-Plastiden usw.).

Die Wiederherstellung des durch Schleuderung gestörten Situs der Zellenbestandteile bringt zuweilen höchst mannigfaltige Plastidenformen zustande — besonders bei *Spirogyra*. Die Restitution der normalen Plastidenform beansprucht je nach dem Ernährungszustand der Zellen, nach ihrer Länge und



Abb. 2

Abb. 1. Deformierende Wirkung der Schleuderung (Längsrichtung der Zelle): *Mesocarpus*.

Abb. 2. Deformierende Wirkung der Schleuderung (Querrichtung der Zelle): *Zygnema*.

nach der Intensität, mit der die Zentrifuge gewirkt hat, einige Stunden oder mehrere Tage. Über die physikalischen Bedingungen, welche den Vorgang der Restitution so ungleich schnell sich abspielen lassen, auch wenn die Angriffe, welche den normalen Situs störten, gleich stark waren, wissen wir noch nichts. So unterschiedlich wie die Geschwindigkeit des restituierenden Formwechsels sind die Formenreihen selbst, die die Plastiden bis zur Wiedergewinnung der normalen Ausgangsformen durchlaufen. In Abb. 3 sind Plastiden dargestellt, die teils mit gerade gestrecktem Endstück,

teils mit schlingenähnlich gebogenem sich in den durch die Zentrifugenbehandlung geleerten Zellenraum schieben.

Auch an den schraubenähnlich gewundenen Teilen der am distalen Zellenende gehäuft liegenden Chloroplasten sind während der Restitution allerhand Mannigfaltigkeiten der Form zu studieren.

Als eine den beschriebenen Zwangsformen nicht fernstehende Kategorie anomal gestalteter Plastiden erwähne ich diejenige,



Abb.3. Restitution der normalen Plastidenform nach Zentrifugenbehandlung: *Spirogyra*.

die durch abnorme aktive Lagerung der Plastiden zustande kommt, wenn die Plastidensubstanz sich dabei abnormen Raumverhältnissen ebenso anpassen muß, wie nach passiver Verlagerung es oft der Fall ist.

Die plattenförmigen Plastiden von *Mesocarpus* werden zu zylindrisch gewölbten Gebilden, wenn sie aus der axilen Lagerung in die parietale rücken. Der Vorgang ist nicht selten und kann sich mit anderen Formwechselforgängen verbinden (s. u.).

Die sternförmigen Plastiden von *Zygnema* bekommen absonderliche Formen, wenn sie anstatt in der Achse und Mitte der Zelle an deren Wand — Quer- oder Längswand — liegen oder an eine Kante gedrängt erscheinen. Ich habe bei Fäden, in deren Zellen das Walten der normalen Korrelationen gestört worden war, noch mehrere Monate nach der Schleuderung viele

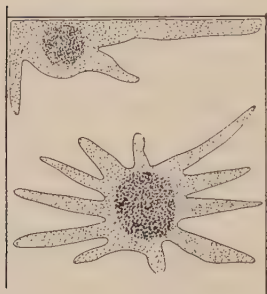


Abb. 4. Eckenlage eines überzähligen Plastiden (nur die Hälfte der Zelle ist gezeichnet): *Zygnema*.

Plastidenanomalien gefunden — auch solche, die durch abnorme Lagerung und Gestaltung eines oder mehrerer überzähliger Plastiden gekennzeichnet waren (Abb. 4). Es ist klar, daß hier keine direkte Wirkung der Schleuderung mehr vorliegt, sondern eine indirekte, von deren Mechanik wir uns zunächst keine Vorstellung machen können. Wir kommen auf diese Wirkungsweisen der Zentrifugenbehandlung später noch zurück.

lingt überall da, wo durch Plasmolyse den Plastiden eine abnorme Form aufzunötigen, umfangreiche Farbstoffträger durch osmotische Kontraktion des Zelleninhaltes auf einen kleineren Raum sich zusammendrängen müssen, als er ihnen unter normalen Umständen zur Verfügung steht — oder wo ebensolche Plastiden durch kapillaren Zerfall des lebendigen Zelleninhaltes ihrerseits zum Zerfall gebracht werden. Dem Zerfall geht bei *Spirogyra* und *Mesocarpus*, deren Zellen sich zu Versuchen dieser Art besonders gut eignen, ein Ausziehen der Plastiden zu langen Strängen oder Fäden voraus (Abb. 5). Die Beobachtung des Phänomens gestattet es, über die Fähigkeit der Plastidensubstanz zum „Fadenziehen“ uns ein Urteil zu bilden (KÜSTER 1936b).

Bei konkaver Plasmolyse der *Mesocarpus*-Zellen zieht sich der Inhalt von der Außenwand sphärisch zurück; dabei werden den Plastidenplatten auffallende Einkerbungen aufgezwungen, die ihnen S-Gestalt geben (Abb. 5c), oder sie — wenn mehrere Ab-

hebungen des Plasmas sie deformieren — zu Mäanderbändern werden lassen. Dieselben Deformationen lassen sich nach gleichen Eingriffen auch an *Spirogyra*-Zellen gelegentlich beobachten.

Bei Deplasmolyse sieht man die strang- oder fadenähnlichen Umformungen der Plastiden oftmals nicht mehr zurückgehen; es scheint, daß nicht nur Form-, sondern auch Veränderungen anderer Art in den Plastiden sich abgespielt haben; die derben grünen Stränge indessen, zu welchen sich die Chloroplasten der mit zwei oder mehr Bändern ausgestatteten breiten *Spirogyra*-Zellen verflechten können, dröseln sich bei schonender Deplasmolyse wieder auf, so daß man die Zahl der an der Bildung des Stranges beteiligten Plastiden noch feststellen kann; freilich gehen unter der Einwirkung der Deplasmolyse alsbald tiefgreifende Veränderungen in der Plastidensubstanz vor sich, von welchen im zweiten Kapitel eingehend zu sprechen sein wird.

Ähnliches gilt für die Plastiden derjenigen *Spirogyra*-Zellen, deren Chloroplastenbestand sich durch Plasmolyse zu flach ge-

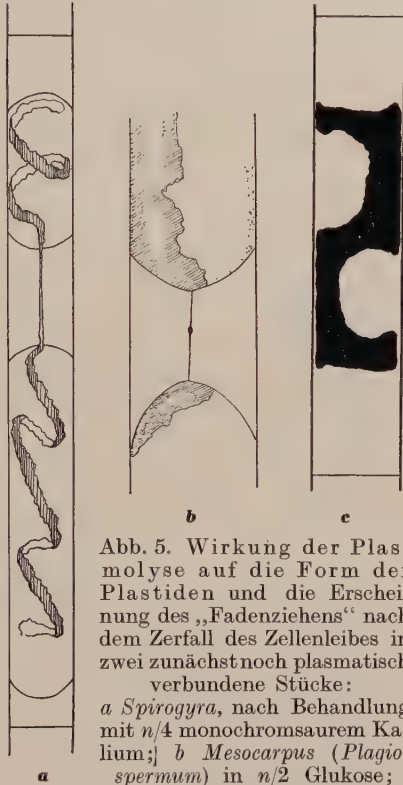


Abb. 5. Wirkung der Plasmolyse auf die Form der Plastiden und die Erscheinung des „Fadenziehens“ nach dem Zerfall des Zellenleibes in zwei zunächst noch plasmatisch verbundene Stücke:

- a Spirogyra*, nach Behandlung mit $n/4$ monochromsaurem Kalium; *b Mesocarpus* (*Plagiospermum*) in $n/2$ Glukose; *c Mesocarpus* nach Plasmolyse mit $n/2$ KNO_3 .

wundenen Formen hat zusammendrängen lassen; bei Deplasmolyse tritt oftmals noch eine Lockerung der Chloroplastenhäufungen ein, und nicht selten begegnet man dem Harfenbild, das die Plastiden liefern, wenn sie an einer oder an mehreren Stellen bei der osmotischen Schwellung des Protoplasten gespannt erscheinen wie Saiten (Abb. 6), während an anderen Teilen der nämlichen Zellen die Desorganisation der Plastiden

schon zu weit vorgeschritten ist, als daß ihre Haufen noch zu einer Entwirrung zu bringen wären.

Durch Plasmoptyse die Plastiden zu deformieren, gelingt an *Mesocarpus* (KÜSTER 1935a, 101): die großen Plastiden können bei eruptiver Entladung der Zellen durch einen kleinen Riß der Membran herausgeschleudert werden und ihre Form dabei gänzlich verlieren; sie nehmen dabei wohl auch an ihrer Struktur irreversiblen Schaden.



Daß durch die seit MIEHE (1901; NĚMEC 1904 u. a.) wiederholt benutzten Methoden der Verwundung (Abziehen der Epidermis, Stich und Schnittwunden usw.) wie die Zellkerne (vgl. TISCHLER 1934, 327 ff.) auch die Plastiden mit einem der Plasmoptyse vergleichbaren Vorgang von einer Zelle in die benachbarte gepreßt werden können, ist nicht zu bezweifeln; Angaben über beachtenswerte Formveränderungen, die sich auf diesem Wege an den Plastiden hervorrufen ließen, sind mir nicht bekannt.

Abb. 6. Einfluß der Deplasmolyse auf die Form der Plastiden, die stellenweise die bei Plasmolyse zustande gekommene Häufung nicht mehr aufgeben, an anderen Stellen wieder entwirrt und saitenartig gespannt werden: *Spirogyra*.

Nach Plasmolyse wie nach Zentrifugenbehandlung gelingt es an manchen Objekten, die von jenen Eingriffen veranlaßten Plasmaverschiebungen nicht nur aus auffälligen Häufungen des Zelleninhalts und anderen langsam zustande kommenden Umordnungen des Protoplasmas zu erschließen, sondern auch als schnell vollzogene Leistungen des Protoplasmas unmittelbar zu beobachten. Beispiele für diese und jene Kategorie brachten uns die soeben erläuterten Abb. 5 und 6. Auf bescheidenere Leistungen eines langsam sich bewegenden Protoplasmas werden wir die Umordnungen und Verkrümmungen vieler *Spirogyra*-Chloroplasten zurückführen dürfen, die sich oft beobachten, aber vorläufig nicht kausal erklären lassen; ich verweise auf Abb. 13a. Es wird oftmals schwer sein, Zwangsformen dieser Art von denjenigen abnormen Formen zu trennen, die wir in einem späteren Abschnitt auf die Wirkungen der kapillaren Kontraktion zurückführen werden.

Ähnliche Deformationen wie bei *Spirogyra* treten unzweifelhaft auch bei anderen mit bandähnlichen Plastiden ausgestatteten Zellenformen auf. Die von SCHULTZE (1865 Tab. XXIII, Abb. 1) für *Pleurosigma angulatum* abgebildeten Plastidenschlingen hat PFITZER (1871, 58) bereits als Anomalien bezeichnet.

Zu plasmaphysikalischen Untersuchungen laden diejenigen Störungen des Schraubenbandverlaufes ein, bei welchen die *Spirogyra*-Chloroplasten an gegenüberliegenden Flanken der Zellen mit verschiedenem Neigungswinkel sich entwickeln; man findet dergleichen Anomalien gelegentlich an unbehandelten Zellen (Abb. 7), häufiger an soeben plasmolysierten; während der plasmolytischen Kontraktion oder unmittelbar nach ihr sieht man zuweilen engbegrenzte Anteile des Plasmaleibes ruckartig sich verschieben und dabei die Chloroplasten streckenweise in anomale Neigung bringen. (Abb. 5a). Zuweilen begegnet man überaus gleichmäßig durchgeführten Änderungen der Neigungswinkel (Abb. 7), sehr viel häufiger Bildern, die durch wechselnde und unregelmäßige Änderungen der Neigungswinkel gekennzeichnet werden.

Die Chlorophyllkörner der höheren Pflanzen werden durch normale Plasmaströmungen oftmals in der Zelle herumgetragen; durch pathologische — durch abnorm gesteigerte, abnorm gerichtete, vielleicht auch durch solche Strömungen, die auch die normalerweise ruhenden Schichten des Protoplasmas in Bewegung versetzen, — werden sie oftmals zu abnormen systrophischen Ballungen zusammengeführt. Der Fall, daß Strömungen des Protoplasmas große Plastiden in abnorme Form bringen, scheint selten zu sein — ich beobachtete ihn nur an *Spirogyra* und zwar dann, wenn es gelang, das Plasma der Zellen zur „Amöbenbildung“ zu bringen (KÜSTER 1937b). Abb. 8 zeigt eine Zelle, die mit 0,5% dehydrocholsaurem Natrium behandelt worden war: zu einer „Amöbe“ zusammengeführt sind nicht nur beträchtliche Anteile des Plasmabesitzes der Zelle, sondern auch etliche Chloroplasten sind zu ihr hingetragen oder gezogen worden und

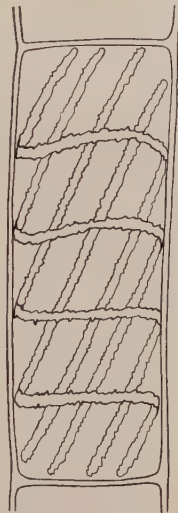


Abb. 7. Ungleich steile Neigung der Schraubenbänder an gegenüberliegenden Flanken einer Zelle: *Spirogyra*.

umwickeln unvollkommen die Plasmamasse. Amöbenbildung in den Zellen von *Spirogyra* hervorzurufen ist nicht schwer; einer Beteiligung der Chloroplasten begegnet man indessen nur selten (vgl. KÜSTER 1937b).



2. Abnorme Gestaltung durch Wachstum

Den soeben behandelten durch gewaltsame Modellierung bewirkten Zwangsformen nicht fern stehen diejenigen Formanomalien, die die Plastiden durch ein Wachstum annehmen, bei dem die Formgebung durch den Zwang bestimmt wird, den die Raumverhältnisse ausüben.

Wir werden weiterhin Fälle kennen lernen, in welchen die vorhin beschriebenen Zwangsformen durch Wachstum weitere Veränderungen erfahren.

Schließlich wird von Anomalien die Rede sein, die durch abnorm betätigtes Wachstum der Plastiden zustande kommen, ohne daß ein mechanischer Zwang mitwirkend im Spiele wäre. —

Abb. 8. Plasmaamöbe von Chloroplasten unvollkommen umknäult: *Spirogyra*.

In den Zellen von *Mesocarpus* füllen die in einer das Lumen halbierenden Plasmalamelle liegenden Plastiden den ganzen verfügbaren Raum, so daß die Plastidenplatte in Form und Größe dem die Zelle halbierenden Längsschnitt entspricht.

Korrelationen unbekannter Art bewirken es, daß die Plastiden ihr Flächenwachstum einstellen, sobald sie die Quer- und Längswände der Zellen erreicht haben; unter anomalen Umständen bleiben diese Korrelationen nicht immer wirksam: die Plastiden setzen ihr Wachstum fort und werden länger und breiter als ihre Zellen sind, so daß sie entweder aus ihrer axilen Lage in die parietale gezwungen werden und aus ebenen Tafeln zu zylindrischen Gebilden werden, deren Breitenwachstum sich ausnahmsweise so beträchtlich betätigen kann, daß die Plastiden zu Hohlzylindern werden, die der Länge nach auf einer Flanke geöffnet sind (Abb. 9); in anderen Fällen bleibt der Plastid axil

gelagert, seine Ränder schieben sich aber an der Außenwand der Zelle vorwärts, so daß auf dem Zellenquerschnitt betrachtet, der grüne Farbstoffträger die Form eines L oder Z oder sogar die eines doppelten T-Trägers annimmt (vgl. BERTHOLD 1886; KÜSTER 1935a — vgl. Abb. 10).

Abnorm gesteigertes Längenwachstum derselben Plastiden führt zu muldenförmigen Krümmungen, zur Bedeckung der Querwände mit den umgefalteten Enden der Plastiden und zu anderen Mißformen (vgl. Abb. 11).

Nach USPENSKI (1927) kann auch bei *Conferva* der Fall eintreten, daß die Plastiden ihr Wachstum fortsetzen, auch wenn die Zellen das ihrige eingestellt haben.

Eine andere Kategorie bilden diejenigen Plastiden, die dadurch zu abnormen Formen gekommen sind, daß anomale Raumverhältnisse ihr Wachstum und ihre Gestaltung bestimmt haben. Wenn die Plastiden der normalen *Meso-*

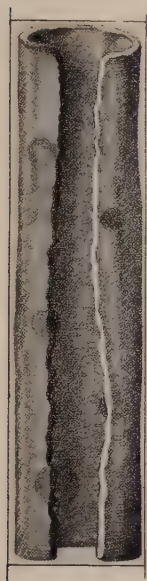


Abb. 9

Abb. 9. Bildung hohlzylinderförmiger Plastiden statt ebener: *Mesocarpus*.

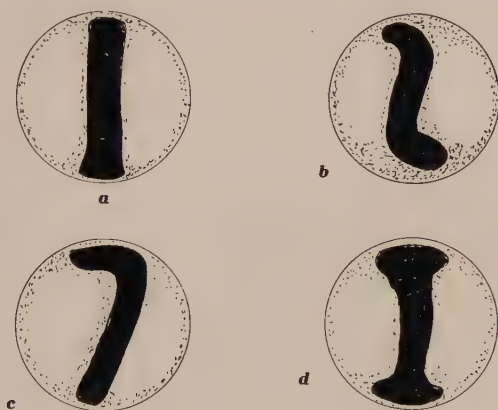


Abb. 10

Abb. 10. Wirkung abnorm gesteigerten Flächenwachstums; Querschnitt durch einen normalen axil gelagerten ebenen Plastiden (a) und die Deformationen, die er durch abnormes Wachstum in der Richtung der Zellenbreite annehmen kann (b, c, d); schematisiert: *Mesocarpus*.

carpus-Zellen dieselben Formen hundert- und tausendfältig wiederholen, so liegt der Grund keineswegs darin, daß die Plastiden-substanz ein aktives Gestaltungsvermögen und ein spezifisches Ge-

staltungsbestreben hätte, das sie ständig zu jenen Formen gelangen läßt, sondern an der unter normalen Umständen sich stets auswirkenden Abhängigkeit ihrer Gestaltung von den Raumverhältnissen und der Plasmakonfiguration (KÜSTER 1935a, 240 ff.); tritt ausnahmsweise eine abnorm geformte *Mesocarpus*-Zelle auf, so wiederholt ihr Farbstoffträger gewissenhaft die neue ungewöhnliche Form. In verzweigten Zellen, die in manchen Kulturen zahlreich gefunden werden, entwickeln sich die Plastiden von *Mesocarpus* zu dreiskenkeligen und anderen Formen, wie sie bereits wiederholt beschrieben und abgebildet worden sind (vgl. z. B. MAGDEBURG 1926; KÜSTER 1935a, 243 — und nebenstehende Abb. 12.)

Es ist nicht immer möglich, allein aus den Raumverhältnissen, unter welchen sich die Plastiden entwickeln, und aus der Plasmakonfiguration usw. die Faktoren abzuleiten und zu verstehen, welche den Plastiden abnorme Formen aufnötigen. Kulturen von *Spirogyra*-Fäden werden



Abb. 11

Abb. 11. Wirkung abnorm gesteigerten Flächenwachstums der Plastiden in der Richtung der Längsachse der Zelle: *Mesocarpus*.

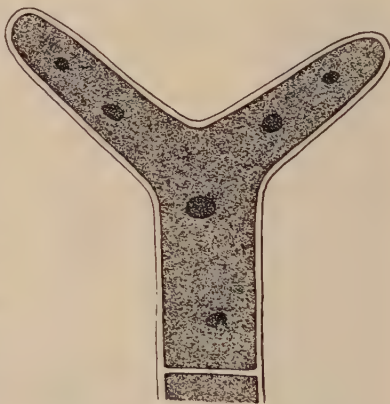


Abb. 12

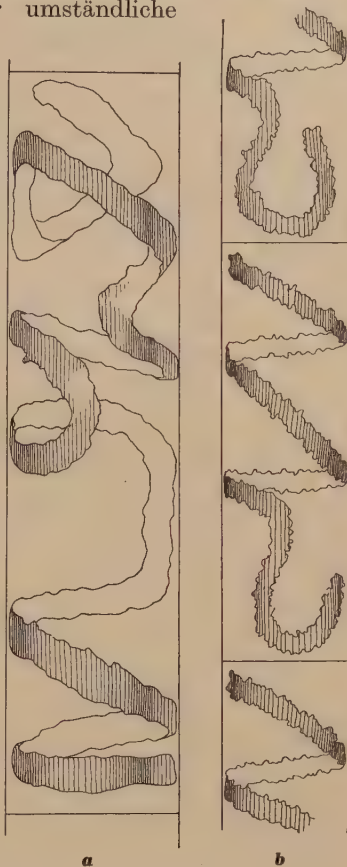
Abb. 12. Wirkung einer abnormen Zellenform auf die Form des Plastiden; statt einer zylindrischen Zelle ist ausnahmsweise eine gabelig verzweigte mit einem ebensolchen Chloroplasten entstanden: *Mesocarpus*.

oftmals zu Fundgruben auffallender Plastidendeformationen, die uns vor eine Fülle von Fragen stellen, und deren Beachtung und Erforschung uns wichtige Aufschlüsse über die Physik des lebendigen Zelleninhaltes versprechen.

Die Schraubenbänder der *Spirogyra*-Zellen steigen stets in rechtsgewundener Schraubenlinie an. Diese Konstruktions-eigentümlichkeit ist, wie man annehmen darf (KÜSTER 1935a), in

submikroskopischen Strukturen des Protoplasmas oder der Plastidensubstanz begründet. KASANOWSKY (1913, 58) glaubt, an seinem Objekte (*Spirogyra Nawaschini*) erkennen zu können, daß die Chlorophyllbänder sogar umständliche Wege einschlagen, wenn sie dadurch ihre typische Schraubenrichtung bewahren können. Es erfolgt indessen nicht selten, daß bei anomaler Gestaltung der Chloroplasten trotz allen nach unserer Annahme strukturell begründeten Hemmungen, die einer linksgerichteten Windung im Wege stehen, wenigstens streckenweise die Schraubenbänder in eine solche sich einstellen. Das ist oft dann der Fall, wenn die Chloroplasten starkes interkalares Längenwachstum erfahren, und bei einem solchen sich nicht die Zahl der Schraubenumgänge vermehrt, sondern die Bänder in stumpf- oder spitzwinkligem

Abb. 13. Anomaler Verlauf bandähnlicher Chloroplasten; *a* regellose Schlingenbildung, die von Zelle zu Zelle wechselt; *b* Verlaufsstörungen, die sich in allen Zellen eines Fadens wiederholen; an korrespondierenden Polen sind die Chloroplasten krückenartig umbogen, an den entgegengesetzten behalten sie ihren normalen Verlauf: *Spirogyra*.



Zickzack verlaufen oder sogar in weitgeschwungenen Schlingen wechsellvolle mäandrische Muster in die Zylinderfläche des Protoplasten eintragen. Diese Schlingen eines rechtswindenden Bandes haben ihrerseits linkswindenden, zur Zellenlängsachse mehr oder minder steil gerichteten Verlauf. Bei der Durchsicht der mit mäandrisch gewundenen Plastiden ausgestatteten Zellen überrascht die Konstanz mit der eine äquidistante Verteilung der Chloroplasten erreicht und festgehalten wird.

Die Anomalien, die sich in unübersehbarer Mannigfaltigkeit an vielen *Spirogyra*-Vegetationen wahrnehmen lassen und in Abweichungen des Schraubenbandverlaufes vom normalen bestehen, bekommen dann ihr besonderes Interesse, wenn sie nicht von Zelle zu Zelle regellos wechseln, wie die in Abb. 13a dargestellten Windungen, sondern mit großer Formenkonstanz oftmals in allen Zellen eines langen Fadens sich wiederholen. Das Stück eines *Spirogyra*-Fadens ist in Abb. 13b dargestellt: die Chloroplasten wiederholen an korrespondierenden Polen aller Zellen denselben J-förmigen Schnörkel (vgl. KÜSTER 1927a, 66); Beachtung verdient die regelmäßige Wiederkehr dieser und vieler ähnlicher Formanomalien, weil sie uns auf irgendwelche die Zellen bestimmter Fäden kennzeichnenden und diese von anderen Fäden unterscheidenden Wachstumsbedingungen schließen läßt, die wir bei unserer unvollkommenen Einsicht in die Plasma-physik vorläufig freilich noch nicht zu beurteilen in der Lage sind.

Die korrelativen Beziehungen, welche die Plastidenform bestimmen, sind nur ausnahmsweise für uns zu erkennen und zu beurteilen. Auf kapillar-physikalische Wirkungen zurückzuführen sind offenbar diejenigen, welche das Wachstum und die ihm folgende Teilung der Plastiden regeln — derart, daß unter normalen Umständen die Größe der in bestimmten Zellenarten angetroffenen Plastiden fast die gleiche bleibt. Störungen dieser korrelativen Beziehungen lassen an manchen Objekten höchst wunderliche Formanomalien zustande kommen.

Als Beispiel wählen wir die Plastiden von *Bryopsis*, die in normal vegetierenden Zellenschläuchen entweder dicht aneinandergelagert sind, so daß sie sich zu polygonalen Formen abplatten oder in lockerer Lagerung zu Spindeln werden, deren Breite zumeist 5—7 μ beträgt, und deren Länge oft zwischen 6 und 60 μ schwankt, während in vielen anderen Schläuchen, die unter denselben Bedingungen in denselben Kulturen herangewachsen sind, fast alle Plastiden gleichmäßig drei- bis viermal so lang wie breit sind. Die Zahl der Pyrenoide steigt in den langen Spindeln, die oft eine oder mehrere Einkerbungen zeigen, als ob sie sich zur Teilung anschickten, bis auf drei; die kurzen Spindeln oder die polygonalen Plastiden enthalten stets nur ein Pyrenoid; Abb. 14 erläutert die Mannigfaltigkeit des Plastidenformats: in alternden Kulturen steigt die Länge der Plastiden enorm; auch hier bleibt die Breite der Plastiden nahezu dieselbe

wie unter normalen Bedingungen; da aber die Teilung der stark in ihrer Längsrichtung heranwachsenden Plastiden ausbleibt, werden sie zu sehr langen Bändern; kurze Formen fehlen vielen Individuen ganz; Bänder von 100—200 μ sind nicht selten. Auch solche von 300 μ Länge, die sehr zahlreiche Pyrenoide enthalten können, habe ich wiederholt angetroffen; Leben und Leistung der abnorm verlängerten Plastiden scheinen durchaus normal zu bleiben.

W. & H. SCHWARTZ haben (1930) ähnliche Formanomalien für *Codium tomentosum* beschrieben. Bei Verabfolgung von Aluminiumsulfat wurde die abnorme Verlängerung besonders stark; bei Zusatz von Eisenchlorid verstrich die längste Zeit bis zum Einsetzen der Teilungen.

Es ist mir bei *Bryopsis* nicht gelungen, unter bestimmten Kulturbedingungen alle ihnen ausgesetzten Individuen mit gleichartigen Anomalien ihres Plastidenapparates sich ausstatten zu

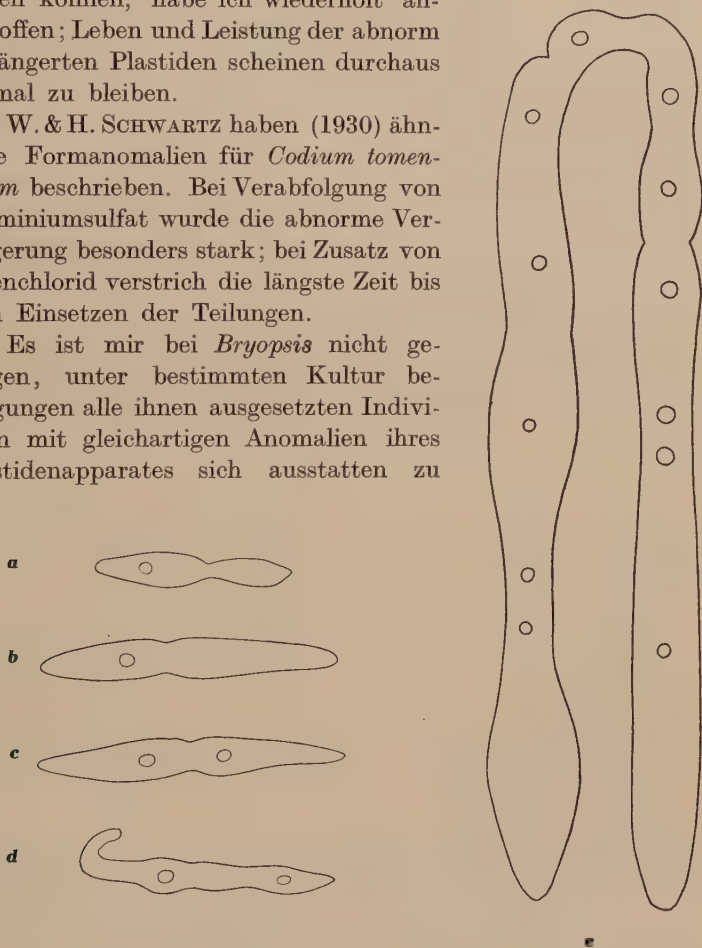


Abb. 14. Abnorm verlängerte bandförmige Plastiden. a bis d verschiedenartig gestaltete, symmetrisch oder asymmetrisch eingekerbte, symmetrisch oder asymmetrisch mit Pyrenoiden ausgestattete Plastiden; bei d hakenförmig umgebogener Körper; bei e ungewöhnlich langer Plastid mit 12 Pyrenoiden, schlingenartig gebogen: *Bryopsis*.

sehen; vielmehr läßt dieser auch in benachbarten Schläuchen einer und derselben Kultur oftmals bemerkenswerte Unterschiede erkennen, indem verschiedene Zellen ungleich lange Plastiden produzieren oder auch durch die ziffermäßige Mischungsweise abnorm großer und normal kleiner Plastiden sich voneinander unterscheiden.

Eine weitere Gruppe von Formanomalien der Plastiden kommt nicht nur durch abnorm gesteigertes, sondern namentlich durch abnorm gerichtetes und abnorm lokalisiertes Wachstum zustande.

Wiederum dürfen wir auf die an *Bryopsis* wahrnehmbaren Erscheinungen Bezug nehmen, deren Chloroplasten dann, wenn sie abnorm lang geworden sind, oftmals sich schlingenartig oder hufeisenähnlich biegen, indem die Plasmaströmung sie deformiert; ähnliches ist für die Chloroplasten von *Vaucheria* (PONOMAREW 1914) und *Codium* (W. & H. SCHWARTZ 1930) beschrieben worden.

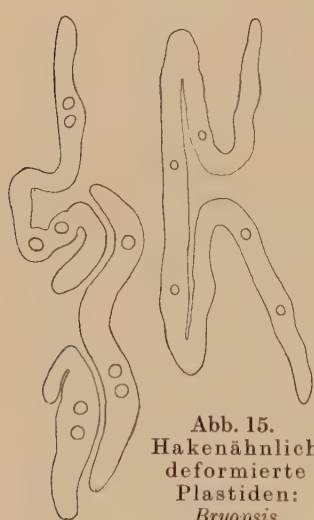


Abb. 15.
Hakenähnlich
deformierte
Plastiden:
Bryopsis.
(Nach KÜSTER.)

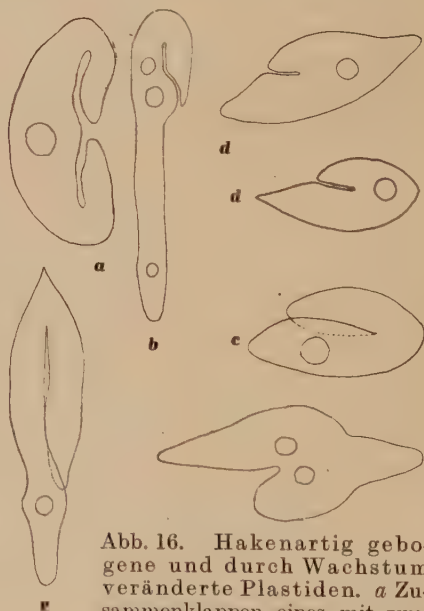


Abb. 16. Hakenartig gebogene und durch Wachstum veränderte Plastiden. a Zusammenklappen eines mit zwei Schenkeln ausgestatteten Chloroplasten; b Abplattung der Chloroplastenschenkel; c Überdeckung der Ränder der Plastidenschenkel; d spindelähnliche Formung zweischenkelliger Plastiden; e spitz ausgezogener zweischenkelliger Chloroplast; f dreischenkelliger Chloroplast: *Bryopsis*. (Nach KÜSTER.)

plasten; b Abplattung der Chloroplastenschenkel; c Überdeckung der Ränder der Plastidenschenkel; d spindelähnliche Formung zweischenkelliger Plastiden; e spitz ausgezogener zweischenkelliger Chloroplast; f dreischenkelliger Chloroplast: *Bryopsis*. (Nach KÜSTER.)

In manchen *Bryopsis*-Fäden sind die Haken-, Hufeisen- und Doppelhakenformen sehr zahlreich (10—90% aller Plastiden — vgl. Abb. 15 und 16). Die weiteren Deformationen der Plastiden, welche ihre Schenkel zusammenklappen, diese sich gegenseitig überdecken oder auch zu spindelähnlichen Formen zurückkehren lassen, die den der normalen ähnlich sind, werden mit Abb. 16 veranschaulicht; ihr Zustandekommen dürfen wir auf die modellierende Wirkung des die Plastiden umgebenden Protoplasmas zurückführen (s. o. S. 3). Die hie und da auftretenden dreischenkligigen Formen aber (vgl. Abb. 16f.) machen die Annahme notwendig, daß lokales Wachstum der Plastidenmasse an der konvexen Flanke unserer Gebilde sich betätigt, durch das der deformierte Plastid wieder seiner ursprünglichen bandförmigen Gestalt ähnlich wird. Die Schenkel sind stets parallel zur Längsrichtung des Fadens orientiert; ich habe (KÜSTER 1935a, 294) die Vermutung ausgesprochen, daß wie die normale Form und Orientierung der *Bryopsis*-Plastiden, so auch die hier beschriebene anomale Formgebung in hohem Maße abhängig ist von der unsichtbaren Feinstruktur des Protoplasmas, in dem die Plastiden liegen.

Ganz ähnliche Bildungen treten beachtenswerterweise auch bei den Chlorophyllkörnern der höheren Pflanzen auf. REINHARD (1933) hat in den Zellen der Prothallien von *Equisetum arvense* allershand anomale Teilungszustände gefunden, von welchen später noch die Rede sein wird: Wir verweisen vorläufig auf die abnorm langgestreckten, zuweilen hantelförmigen Mißgebilde und die dreischenkkelige Form, welche die nebenstehende Abb. 17 (in der Mitte) wiedergibt.

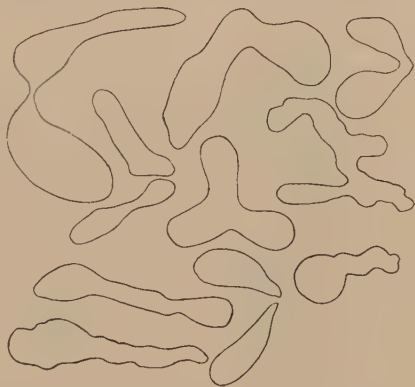


Abb. 17. Abnorm geformte, langgestreckte, hantelförmige, dreischenkkelige Plastiden: *Equisetum arvense*. (Nach REINHARD.)

Wir kehren wieder zu den Plastiden der Algen und insbesondere den der *Spirogyra*-Zellen zurück. Man nimmt an diesen nicht selten anomale Formen wahr, die mit den für *Bryopsis* vorhin beschriebenen verglichen werden dürfen, wenn an den

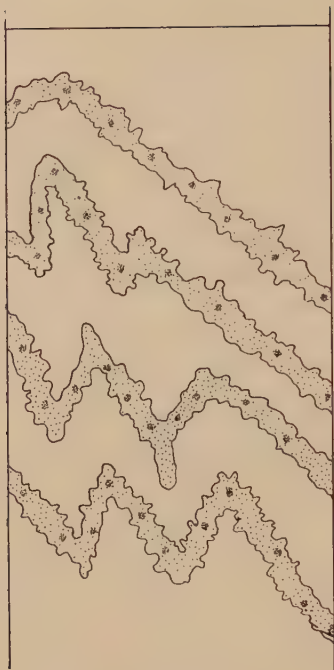


Abb. 18. Verzweigung zickzackartig verlaufender Chloroplasten: *Spirogyra* (aus diastase-reicher Kultur).



Abb. 19. Verzweigung an hufeisenähnlich deformierten Chloroplastenbändern: *Spirogyra*. (Nach KÜSTER.)

Schraubenbändern und wiederum stets an den konvexen Flanken vielfach gebogener sich neue gleichartige Bänder wie Seitenzweige entwickeln. Verzweigungen der Schraubenbänder von *Spirogyra* sind nicht gerade selten. Schon PRINGSHEIM haben solche vorgelegt, als er (1881) beschrieb, daß die Schraubenbänder von *Spirogyra* sich spalten können. KASANOWSKY (1913) hat Verzweigungen beschrieben, und zuletzt hat KÜSTER (1927a, 68 ff.) auf ihre Häufigkeit hingewiesen. Besonders oft begegnet man Zellen, deren Chloroplasten durch ergiebigen Längenwuchs in Zickzackformen gebracht worden sind — wie schon oben (S. 13) zu beschreiben war; sehr häufig tritt an solchen Bändern eine Verzweigung ein, indem jedesmal an den konvexen Flanken der Biegungsstellen ein langer Zipfel oder ein ansehnlich großer Seitenast hervorstößt (Abb. 18).

Weiterhin treten ebensolche Verzweigungen sehr häufig dann auf, wenn eines der Schraubenbänder mit hufeisenartig gebogenen Endstücken (vgl. Abb. 13b) sich ausstattet; dort, wo das Chlorophyllband — zuweilen mit scharfem Winkel — umbiegt, entstehen Seitenzweige, die die Konkavität des Hufeisens zangenähnlich umfassen (vgl. Abb. 19) und sich so üppig entwickeln können, daß sie sich gegenseitig berühren (KÜSTER 1927a, 69). Schließlich wäre noch

mals der oben beschriebenen krückenähnlich gebogenen Bänder zu gedenken (Abb. 13b), da auch sie an ihrer konvexen Flanke sich oft verzweigen; in manchen Fäden wiederholen sich die gleichen Verzweigungsbilder an jeder Zelle; in anderen Fäden sucht man nach solchen bei gleichen Krückenbildungen umsonst.

Unser Befund, nach welchem an *Bryopsis* wie an *Spirogyra*-Plastiden und an anderen Objekten die zur Verzweigung führenden Wachstumsvorgänge auf der konvexen Flanke sich betätigen, erinnert an eine von NOLL (1900) behandelte Erscheinung, nach welcher gekrümmte Wurzeln, Pilzhyphe usw. vorzugsweise oder ausschließlich auf der konvexen Flanke Seitenorgane entwickeln; die Vermutung wird zu prüfen sein, ob die unterschiedlichen Kapillaritätsverhältnisse, die an der konvexen und an der konkaven Flanke unserer Plastiden verwirklicht sind, die Lokalisation des zur Zweigbildung führenden Wachstums determinieren.

Andererseits ist nicht zu übersehen, daß unter bestimmten Bedingungen auch an der konkaven Flanke der Schraubenbänder von *Spirogyra* Verzweigungen entstehen können. Solche hat KOLKWITZ (1899) für *Spirogyra setiformis* beschrieben, von deren Pyrenoiden er horn- oder lappenförmige Auswüchse zentripetal sich entwickeln sah, die sogar den die Mitte des Lumens einnehmenden Zellkern zangenartig umhüllen konnten. Solche zum Zentrum der Zelle hingewandte Auswüchse der Plastiden sind auch für sehr zahlreiche andere Algen bereits beschrieben worden (vgl. z. B. KÜSTER 1935a; CHADEFAUD 1936); zweifellos entstehen und entwickeln sich diese Auswüchse unter wesentlich anderen plasmamechanischen Bedingungen als diejenigen Verzweigungen, welche in der von den

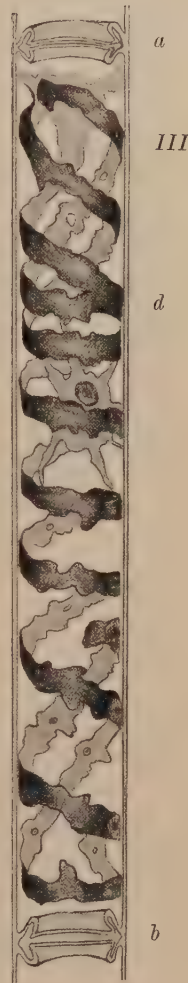
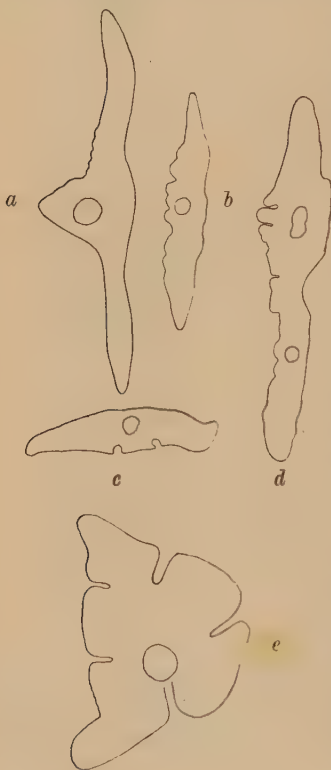


Abb. 20.
Verzweigung der
Chloroplasten: *Spirogyra*
Nawaschini.
Erklärung im Text.
(Nach KASANOWSKY.)

normal geformten Plastiden in Anspruch genommenen Zylinderfläche zustande kommen und dauernd in ihr liegenbleiben.

Wir kommen noch einmal auf diese letztere Verzweigungsform zurück, indem wir auf die ausführliche Beschreibung eingehen, die KASANOWSKY (1913) für die Verzweigung der Schraubenbänder seiner *Spirogyra Nawaschini* gegeben hat, und verweisen auf unsere Abb. 20. „Bei der oberen Querwand (a) bei einer tieferen Einstellung des Mikroskops kann man eine dreieckige Chlorophyllplatte mit zwei Pyrenoiden sehen. Diese Platte sendet zwei Bänder aus... Das linke Band (I) geht nach unten in der dem Uhrzeiger entgegengesetzten Richtung, erreicht, nachdem es sechs Windungen durchgemacht hat, die untere Querwand (b), macht zwei steile Krümmungen... und steigt hinauf, wo es nach einer langen Windung frei endet. Das andere Band (II), das von der Chlorophyllplatte abgeht, geht zuerst in der axilen Richtung hinab, macht 3—4 Windungen und an der Stelle „d“ bildet es einen aufsteigenden Zweig (III), der bei der Querwand (a) aufhört.“



Über die Bildung eines zweiten Bandes in *Spirogyra*-Zellen durch Umbiegen des Bandes am Ende der Zelle vergleiche man z. B. HILL (1916; s. auch LEWIS 1925). —

Wir gehen zu denjenigen Formanomalien über, die durch Wachstum, aber anscheinend durch ungerichtetes, an allen Teilen der Plastiden sich betätigendes zustande kommen.

Neben so manchen anderen Anomalien zeigen *Bryopsis*-Fäden alternder Kulturen Plastiden, die durch sonderbar schartige Umrisse

Abb. 21. Abnorme Plastidenformen nach Breitenwachstum oder einem in allen Richtungen sich betätigenden Wachstum. a—d Plastiden mit schartigen Konturen; e rosettenähnlich geformter Chloroplast: *Bryopsis*. (Nach KÜSTER.)

auffallen; ich führe sie auf Wachstum zurück, das in anderen Richtungen als der der Plastidenlängsachse sich betätigt und ringsum am Rande der Plastiden schmale oder breite Auswüchse, schließlich sogar rosettenartig gegliederte Plastidenformen zustande bringt — man vergleiche Abb. 21; alle diese Mißformen behalten aber dieselbe flache, plattenähnliche Beschaffenheit, wie sie den normalen Plastiden eigen ist.

Bei *Spirogyra*-Arten treten zuweilen nach überreicher Ernährung (mehrwöchige Kultur in diastasehaltiger Nährlösung) abnorm breite Schraubenbänder auf, die die Breite des Zellendurchmessers erreichen und sie sogar übertreffen und sich in diesem Falle mit zylindrischer Wölbung der Wand anlegen;

Abb. 22. Abnorme Plastidenformen: *Spirogyra* nach Kultur in diastasehaltiger Nährlösung.



Abb. 23. Lokale Wucherungen: *Spirogyra*.

die Umrisse so üppig entwickelter Chloroplasten (Abb. 22) ähneln mehr den der oben (Abb. 21) erläuterten anomal wachsenden *Bryopsis*-Chloroplasten als der Zähnelung normaler *Spirogyra*-Schraubenbänder. In üppigen Vegetationen sind Chloroplasten von der in Abb. 23 dargestellten Form luxurierenden Wachstums häufig.

Durch Zentrifugenbehandlung kann man bei *Spirogyra* die in einer Zelle herrschenden, das Wachstum der lebendigen Zellbestandteile regelnden Korrelationen in einer Weise stören, daß Wachstum und Gestaltung der Plastiden in abnorme Bahnen gelenkt werden. Abb. 24a zeigt einen bandähnlich verbreiterten Chloroplasten, dessen Pyrenoide stellenweise in mehreren Reihen nebeneinanderliegen; Abb. 24b stellt einen abnorm dreizipfelig

verzweigten *Spirogyra*-Chloroplasten dar, von dem sich nicht sagen läßt, ob bei seiner Entstehung ähnliche physikalische Faktoren wirksam gewesen sind, wie wir sie zur Erklärung der in Abb. 16, 17 und 18 dargestellten Formen vermutungsweise in Erwägung gezogen haben.

Hier möchte ich der abnormen Plastidenformen Erwähnung tun, die man an *Zygnema*-Zellen durch Zentrifugenbehandlung erzielen kann. Abb. 25a zeigt eine unvollkommen gebliebene Querwand einer *Zygnema*-Zelle, die eine inhaltsarme (obere) von

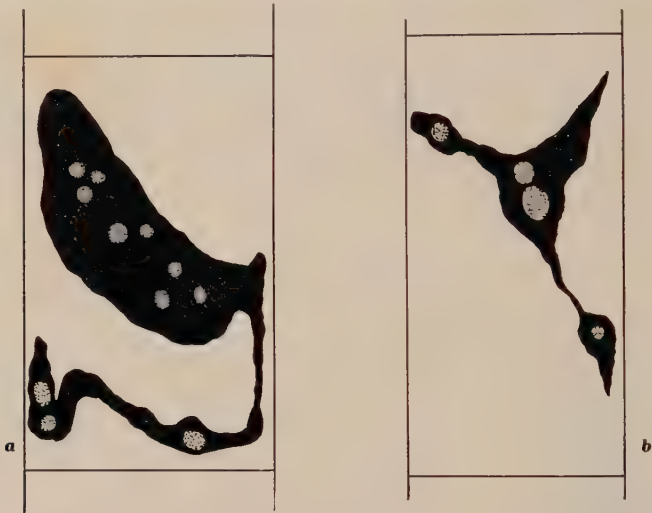


Abb. 24. Abnorme Gestalt und Pyrenoidverteilung — mehrere Wochen nach Zentrifugenbehandlung: *Spirogyra*. a abnorm verbreiteter Chloroplast mit mehrreihiger Pyrenoidanordnung; b dreischenkellige Form.

einer inhaltsreichen (unteren) Kammer trennt; durch das Foramen der Wand reicht ein Plastid der unteren Kammer in die obere und hat sich in dem ihm zur Verfügung stehenden Raume unter anderen korrelativen Bedingungen, als sie im normalen Zellenleben wirksam sind, zu einem absonderlich verzweigten Gebilde entwickelt; die hier dargestellte Plastidenmasse der beiden Kammern stellt zwar ein zusammenhängendes Ganzes dar; wir werden aber annehmen dürfen, daß ähnliche Gebilde früher oder später zerreißen können. Bei Abb. 25b und c sind ungeteilte Zellen dargestellt, deren Plastidenpaar durch Zentrifugenbehandlung ver-

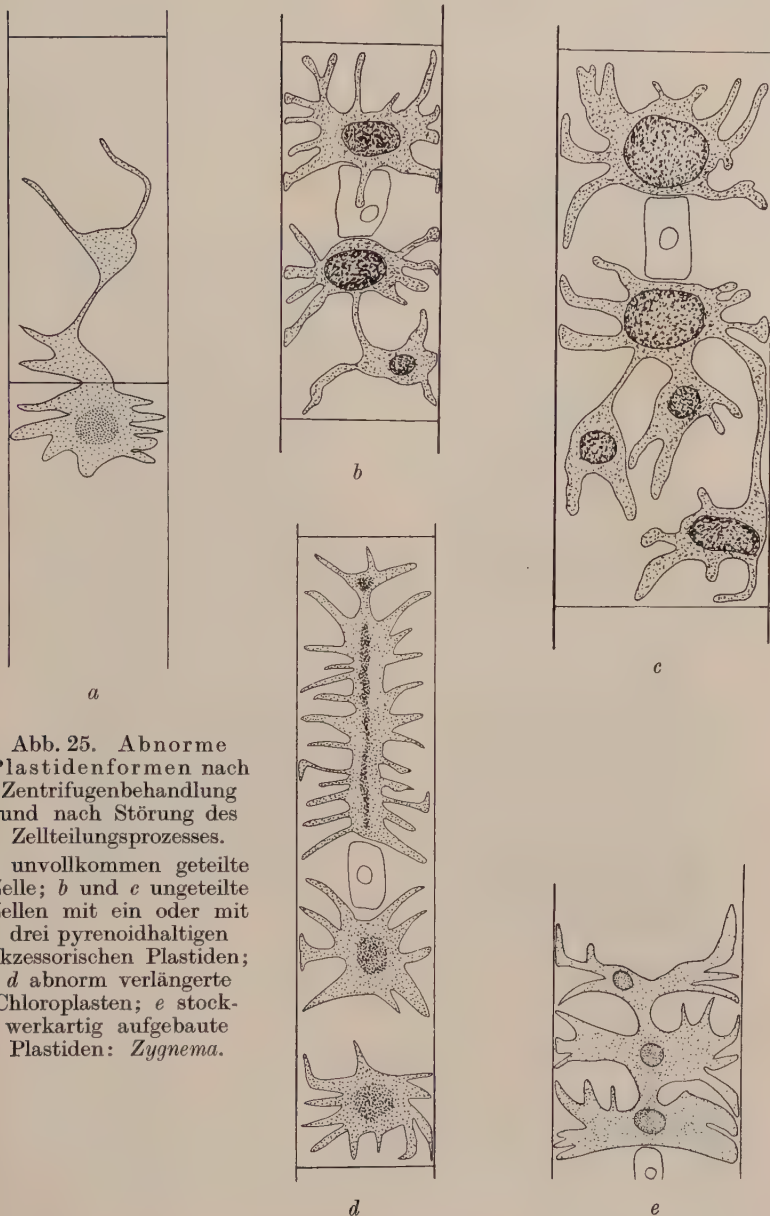


Abb. 25. Abnorme Plastidenformen nach Zentrifugenbehandlung und nach Störung des Zellteilungsprozesses.

a unvollkommen geteilte Zelle; *b* und *c* ungeteilte Zellen mit ein oder mit drei pyrenoidhaltigen akzessorischen Plastiden; *d* abnorm verlängerte Chloroplasten; *e* stockwerkartig aufgebaute Plastiden: *Zygnema*.

schoben worden war und seinen normalen Situs nicht völlig wiedergewonnen hatte; der eine der beiden Plastiden hat nach dem zentrifugal gerichteten Zellenpol hin große fühlerartige Pseudopodien entwickelt und an diesen einen breiten pyrenoidhaltigen „akzessorischen“ Plastiden entwickelt, der an Größe hinter dem ursprünglichen stark zurückbleibt; bei *c* vollends haben sich drei akzessorische Plastiden entwickelt; jeder enthält ein Pyrenoid; die dargestellte Zelle birgt also im ganzen fünf Plastiden — zwei große, drei kleine. Neben Zellen mit vier Plastiden sind auch solche, die deren drei enthalten, in dem gleichen Material sehr häufig anzutreffen; einer von diesen Plastiden ist oftmals übermäßig verlängert und enthält einen langen strangähnlichen Pyrenoid- und Stärkekörper (Abb. 25*d*). An so üppig grünenden Plastiden sehen wir nicht nur aus manchen strahlig sich ausbreitenden Pseudopodien akzessorische Plastiden zur Entwicklung kommen (Abb. 25*c*), sondern diese ihrerseits wieder neue Plastiden aus sich heraus produzieren; dabei läßt offenbar der Plastid immer am Zellenende eine neue Sprossung vor sich gehen. Die Anfänge solcher Bildungen sind in Abb. 25*d* (oben) dargestellt; in anderen Fällen sieht man drei oder vier stockwerkartig einander folgende Plastiden auseinander sich entwickeln und durch schmale, stets in der Zellenlängsachse liegende Isthmen zu vertizillaten Formen miteinander verbunden bleiben (Abb. 25*e*; vgl. KÜSTER 1937*a*).

Weitere Überraschungen bringen die *Zygnema*-Plastiden durch ihre Neigung zu flächenhafter Entwicklung. Statt der gelappten Körper, welche die normale *Zygnema*-Zelle kennzeichnen, entstehen in den durch Zentrifugenbehandlung gestörten, aber üppig grünenden Kulturen schleierähnlich ausgebreitete Plastiden, an welchen indessen die typischen Pseudopodien keineswegs fehlen. Abb. 26*a* zeigt eine mit zwei Plastiden ausgestattete Zelle; ihre Plastiden sind stellenweise als zarte Schleier oder Lamellen ausgebildet, deren Umrisse zuweilen die uns bereits von *Bryopsis* und *Spirogyra* (Abb. 21, 22) bekannten Kräusel- und Wellenformen wiederholen. Anomalien verwickelterer Art zeigt Abb. 26*b*.

Die sehr zarten Chloroplastenschleier können unter dem Einfluß schädigender Faktoren, anscheinend auch beim ungestörten Fortgang der Zytogenese, zerreißen und Foramina bilden.

Wir kehren nochmals zu den Wachstumserscheinungen zurück, die den Plastiden abnorme Größe geben, ohne sie in abnorme Formen zu bringen.

Die Korrelationen, welche Wachstum und Teilung der Plastiden regeln, stimmen bei den höheren Pflanzen in ihrer Wirk-



Abb. 26. Schleierartig entwickelte Chloroplasten — mehrere Wochen nach Zentrifugenbehandlung: *Zygnema*.

samkeit insofern weitgehend miteinander überein, als die Größe der Chlorophyllkörner, wie MÖBIUS gezeigt hat (1920), bei sehr zahlreichen Gattungen und Arten dieselbe ist: Bei fast der Hälfte der untersuchten Pflanzen fand der genannte Forscher den Durchmesser der Chlorophyllkörner auf $5\ \mu$ normiert; bei 75% schwankt der Durchmesser zwischen $4\text{--}6\ \mu$. Ähnliche Übereinstimmungen

bestehen nach SENN (1919) bei den Plastiden der Braunalgen (*Dictyota dichotoma* $5\ \mu$, *Padina pavonia* $3,4\text{--}5,6\ \mu$ usf.).

Unter pathologischen Lebensbedingungen ändern sich die Regulationen in dem einen oder anderen Sinn — es entstehen abnorm große und abnorm kleine Chloroplasten.

Die Bedingungen, die in denjenigen Zellen herrschen, die unter den Einfluß von Parasiten geraten sind, oder für die Zellen der Pflanzengallen maßgebend sind, finden wir im allgemeinen der Entwicklung der Chloroplasten nicht günstig (vgl. z. B. KÜSTER 1911). Indessen fehlt es nicht an Ausnahmen; zu diesen gehören die von *Eriophyes piri* auf *Pirus* u. a. erzeugten „Pocken“, in welchen die Chloroplasten $1\frac{1}{2}$ mal so groß werden können wie die normaler Zellen (KÜSTER 1911, 203; REINHARD 1933, 552). Abnorm vergrößerte Chloroplasten gibt VERRIER (1928) für *Senecio cacaliastrum* an (Infektion durch *Platyptilia nemorosa*). Man vergleiche auch SMITH's Angaben über manche Bakterienkrankheiten der Pflanzen (1920; vgl. auch DUFRÉNOY 1936 u. a.). Ich erwähne hier ferner die Mitteilungen über Vergrößerung und „suractivité“ der Chloroplasten, die CORNET (1936, 169) z. B. für *Tussilago farfara* (Infektion durch *Aecidiolum tussilaginis*) und für *Clematis vitalba* macht (Infektion durch *Puccinia agropyri*).

Abnorm große Plastiden fand W. SCHWARZ (1928, 676) bei buntblättrigen Pflanzen: isolierte Blätter von *Coleus*-Formen, die eine der Aderung sich anschließende, durch unscharf umgrenzte blasse und grüne Areale gekennzeichnete Panaschierung aufwiesen, wurden in Nährlösungen gestellt, in welchen man sie ergrünen sieht; sowohl diejenigen Plastiden, die vor dem Versuch farblos waren, als auch die der grünen Anteile der bunten Streifen wachsen zu $17,5\ \mu$ Länge und $13,3\ \mu$ Breite heran, während in normalen Zellen bei unbeeinflusster Entwicklung der durchschnittliche Diameterwert nur $5,8\ \mu$ beträgt.

Überraschende Mitteilungen darüber, wie sich erblich festgelegte Eigentümlichkeiten der Pflanzen und die Merkmale bestimmter Sorten in der Größe der Plastiden auswirken können, verdanken wir EYSTER (1929). Verschiedene Rassen des Mais haben ungleich große Chlorophyllkörner, deren Durchmesser von $6\text{--}7\ \mu$ bis auf $25\ \mu$ steigen kann, so daß in einer Zelle nur noch deren zwei untergebracht sind; die Teilung der Plastiden erfolgt also offenbar sehr viel träger als bei den typischen Rassen. Auch

bei Albinos erscheinen nach EYSTER riesengroße Plastiden, die arm an Pigmenten bleiben und dennoch die grünen Plastiden typischer Art durch ihr Format übertreffen.

Die Frage, welchen Einfluß die auf abnormem Kern- und Chromatingehalt beruhenden inneren Bedingungen einer Zelle auf die Größenentwicklung ihrer Plastiden haben, ist zuerst von GERASSIMOFF (1901, 1902) an *Spirogyra* geprüft worden. Er fand in diploiden Zellen die Schraubenbänder in der Nähe des Zellkerns breiter und stärker geschlängelt und „mit einem mehr lappigen Rand“ ausgestattet als in Zellen mit normaler Kernausrüstung. Polyploide Moose (*Amblystegium*) haben nach EL. & EM. MARCHAL (1907, 1909, 1911) größere Chloroplasten als normale. WINKLER (1916) stellte Ähnliches für die *gigas*-Formen von *Solanum* fest.

Diejenigen Teilungsanomalien, die die Plastiden in ungewöhnlichen Formen erscheinen lassen, mögen später geschildert werden.

Schließlich sind noch diejenigen Fälle von Hyperplastidie zu erwähnen, die nicht in Form und Größe den einzelnen Plastiden, sondern in deren Zahl und in abnormer Lagerung zum Ausdruck kommen.

Während unter normalen Umständen die Ausbildung der Plastiden ihr Maximum erreicht hat, wenn die ganze (an die Außenwelt grenzende oder den Interzellularräumen zugewandte) Oberfläche der Zellen mit Plastiden belegt ist, kommt es bei anomaler Förderung der Plastiden bei manchen Objekten zuweilen zur Ausbildung von mehreren übereinanderliegenden Chloroplastenschichten. Beispiele für solche Häufungen sind mir bisher nur aus dem Bereich der Algen bekannt geworden. An künstlich kultivierten *Bryopsis*-Pflanzen fällt nicht selten die Häufung der Chloroplasten zu doppelten und mehrfachen Lagen auf; die Hyperplastidie nimmt entweder die ganze Zylinderfläche des Plasmaleibes in Anspruch oder tritt nur stellenweise und streifenweise auf, so daß man ungewöhnlich dunkle, in der Richtung der Längsachse streichende Längsstreifen vom normal grünen Grunde sich abheben sieht. ROTHERT (1896, 534) findet, daß in dem von *Notommata* erzeugten Gallen der *Vaucheria* die Chloroplasten in mehreren Schichten übereinanderliegen. Wie durch überreiche Entwicklung des Plastiden können dieselben abnormen Lagerungsverhältnisse auch durch Beschränkung der den Plastiden zur Verfügung stehenden Protoplasten-

oberfläche zustande kommen; nirgends kann man dergleichen besser beobachten als an verwundeten *Valonia*- oder *Derbesia*-Schläuchen, die ihre Chloroplasten rings um die schnell sich schließende Wunde des Protoplasten zur gegenseitigen Überlagerung bringen oder zu dicken vielschichtigen Systrophen zusammenführen (vgl. KLEMM 1894 Taf. V u. VI).

3. Kapillare Kontraktion und Expansion

Die Substanz lebendiger Plastiden befindet sich entweder im flüssigen Aggregatzustand oder in einem derartigen festen Zustand, daß sie aus ihm unter dem Einfluß von Angriffen der verschiedensten Art in den flüssigen Aggregatzustand übergehen kann. Die Kräfte der Kapillarspannung sind für die Formgebung der Plastiden unzweifelhaft von größtem Einfluß (vgl. KÜSTER 1935 a).

Weitverbreitet bei allen Arten des Plastiden sind Vorgänge des Formwechsels, die auf Änderungen der Oberflächenspannungsverhältnisse, die an den Grenzflächen Protoplasma-Plastiden-substanz walten, zurückzuführen sind; sie begegnen uns alltäglich in der normalen Zytogenese und spielen zugleich in der pathologischen die größte Rolle: Vermindert sich bei dem vorliegenden Formwechselvorgang die Oberfläche des Plastiden, so liegt kapillare Kontraktion vor; — erfolgen Ausbreitung der Plastiden-substanz und Vermehrung ihrer Oberfläche, so sprechen wir von kapillarer Expansion. Volumenveränderungen kommen bei Vorgängen dieser Art nicht in Betracht, und wir dürfen wohl annehmen, daß auch grobe Strukturveränderungen mit ihnen nicht verbunden sind.

Bei denjenigen Fällen kapillarer Kontraktion und Expansion, die wir unbedenklich in das Kapitel der normalen Zytogenese einzureihen bereit sein werden, dürfen wir schon deswegen als wahrscheinlich erachten, daß der Formwechsel sich nicht mit grobem Strukturwechsel kombiniert, weil die Vorgänge der Kontraktion und Expansion umkehrbar zu sein pflegen. Als pathologisch werden wir diejenigen kapillar bedingten Formwechselvorgänge ansprechen, welche nicht rückgängig gemacht werden können; wir werden wohl geneigt sein, viele der letzteren mit irgendwelchem Strukturwechsel verbunden zu erachten — auch dann, wenn der Mikroskopiker zunächst solche Strukturänderungen nicht zu erkennen vermag; in vielen anderen Fällen

freilich sind die mit der kapillaren Kontraktion und Expansion sich verbindenden oder jenen Formwechselvorgängen unmittelbar folgenden Änderungen der Struktur sehr sinnfällig. Diese Betrachtungen sollen aber nicht zu der Meinung verführen, daß normale und pathologische Kontraktionen und Expansionen leicht voneinander zu scheiden wären; auch über die Umkehrbarkeit der hierher gehörenden Erscheinungen läßt sich oft kein befriedigend klares Urteil gewinnen; wie in anderen Zusammenhängen wollen wir auch in den vorliegenden den Bemühungen um eine scharfe Abgrenzung des Normalen und des Pathologischen keinen allzu breiten Raum zugestehen.

Am besten unterrichtet sind wir über die Wirkungen des Lichtes und der Temperatur auf die kapillar bedingte Formgebung der Plastiden. Namentlich SENN (1908, 3 ff.) hat über die hier in Betracht kommenden Vorgänge eingehend berichtet. Die Plastiden vieler Pflanzen sind nach ihm nur bei einer mittleren Lichtintensität, die bei den verschiedenen Arten in verschiedener Höhe liegt, ausgestreckt; sie kontrahieren sich, sobald die Lichtintensität steigt oder fällt. Bei diesen Vorgängen ist lediglich die blauviolette Hälfte des Spektrum maßgebend. Bei *Mesocarpus* zieht sich in den ersten 10 bis 20 Minuten der Besonnung nach SENN die Plastidenplatte fast auf die Hälfte ihrer normalen Länge zusammen und krümmt dabei ihre Enden, oft auch das Mittelstück derart, daß ein unregelmäßiger wurstförmiger Körper entsteht. MICHAELIS (1867) und SENN (1908) haben für die Chlorophyllkörner von Moosen nachgewiesen, daß Besonnung zu einer Kontraktion führt; zu vollständiger Kugelgestalt kontrahieren sich aber die Chlorophyllkörner von *Funaria* auch bei besonders niedriger Lichtintensität. Die Chlorophyllkörner höherer Pflanzen ziehen sich bei mehrtägiger Verdunkelung auf weniger als $\frac{3}{4}$ ihres früheren Durchmessers zusammen (*Dipsacus* — SENN 1908, 7); in diffusum Lichte kehren die normalen Formverhältnisse wieder. STAHL (1880, 365) hat angegeben, daß auch die Chlorophyllkörner der Palisadenzellen der höheren Pflanzen unter dem Einfluß intensiven Lichtes eine Gestaltsveränderung zeigen, aber nicht eine Kontraktion ausführen wie die grünen Plastiden der Algen und Moose, sondern eine Expansion, so daß sie den Sonnenstrahlen nur noch eine schmale Kante entgegenstellen und den Lichtgenuß regulatorisch herabsetzen können, ohne sich zu verlagern. Nach SENN (1908, 6)

ließ sich aber durch Belichtung die von STAHL beschriebene Expansion kugelig kontrahierter Chloroplasten nicht erreichen.

Gegenüber Temperatureinwirkungen verhalten sich die Plastiden insofern ähnlich, wie gegenüber dem Lichte, als sie auch nur innerhalb bestimmter Grade ausgestreckt sind; steigt die Temperatur, oder fällt sie, so erfolgt häufig eine Kontraktion. SENN (1908, 9) erläutert diese Wirkungsweisen z. B. an *Mesocarpus*: das in der kühlen Jahreszeit gesammelte Material zeigt auch bei guter Beleuchtung stark kontrahierte Plastiden, die sich erst nach längerem Verweilen in höherer Temperatur wieder ausbreiten. Die Temperaturgrade, bei welchen die Streckung vor sich geht, wechselt von einem Tage zum andern; immerhin konnte SENN feststellen, daß unter $+4^{\circ}\text{C}$ alle Plastiden kontrahiert, über $+10^{\circ}\text{C}$ alle expandiert sind. Wie sich die Plastiden von *Spirogyra* unter dem Einfluß niederer Temperaturen kontrahieren, hat DE VRIES (1889) und vor ihm SCHAARSCHMIDT (1884) beschrieben; nach DE VRIES können sich die Schraubenspiralen bis auf $\frac{1}{3}$ ihrer ursprünglichen Länge kontrahieren. SCHAARSCHMIDT beschreibt die Veränderungen, welche die Plastiden durch Kälte und Frost erfahren, und findet, daß sich selbst reversible Formveränderungen mit Änderungen anderer Art kombinieren können; die Plastiden ziehen sich in der Mitte der Zelle zu gelblichen Knäulen zusammen; wenige Stunden Aufenthalt im warmen Zimmer genügen indessen bereits zur „Wiederbelebung“, indem die Chloroplasten sich auszubreiten beginnen.

Für höhere Pflanzen konnte SENN (1908, 12) die Fähigkeit der Chloroplasten zur Abflachung unter dem Einfluß erhöhter Temperatur nachweisen: bei 18°C waren die Chloroplasten von *Amarantus blitum* kontrahiert — auch bei Verdunklung; in warmgehaltenen Blättern, trat unter denselben Lichtbedingungen Abplattung der Chloroplasten ein. Dasselbe ließ sich für *Dipsacus* feststellen. Wichtig ist, daß diese Abflachung, die als Wirkung erhöhter Temperatur erfolgt, nicht immer umkehrbar bleibt, so daß auch Übertragung in niedere Temperaturen die Plastiden in ihrer flachen Form verbleiben läßt. Für *Mesocarpus* stellte SENN fest, daß auch erhöhte Temperatur eine Kontraktion bewirkt: bei einer Einwirkung von 38° waren nach einer halben Stunde alle Plastiden kontrahiert; wurde das Wasser allmählich auf 19°C abgekühlt, so trat in der-

selben Zeit wieder Expansion ein. KLEBS (1883, 268) beobachtete Kontraktion der Chloroplasten von *Euglena deses* bei 42°—45° C.

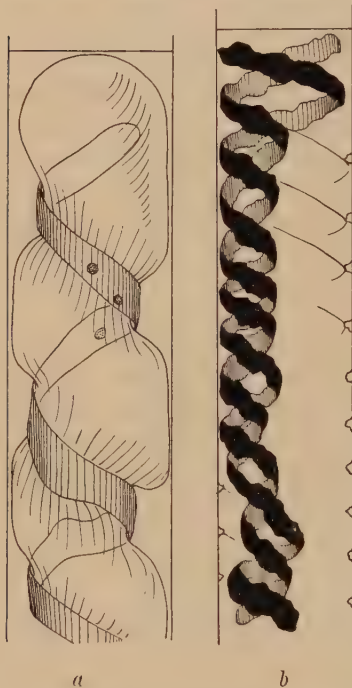
Wege, welche zur Ermittlung der die kapillare Kontraktion und Expansion der Chlorophyllkörner bestimmenden physikalischen Eigentümlichkeiten der Plastiden und des sie umspülenden Protoplasmas führen können, hat vielleicht schon SENN gewiesen (1908, 17); bei *Amarantus blitum*, dessen Chloroplasten nur in wenigen Sommerwochen auf Temperaturerhöhung prompt mit Expansion reagieren, kontrahieren sich die Chloroplasten bei niederer Lichtintensität noch bis Ende Juli — später nicht mehr oder nur unvollständig. Die in der freien Natur eintretende Abplattung der in den Frühsommerwochen kugelig kontrahierten Chloroplasten findet SENN „von einem Komplex äußerer und innerer Bedingung abhängig, die in ihrem Zusammenwirken die Pflanze in eine Art Reifezustand versetzen, in welchem die in der Jugend kontrahierten Chloroplasten sich abflachen und mit der Zeit die Fähigkeit verlieren, sich unter dem Einfluß von niederer Temperatur und schwacher Lichtintensität abzurunden“.

Wasserentziehende Mittel rufen an vielen Objekten Kontraktion der Chloroplasten hervor. SENN (1908, 13) beschreibt die Reaktionsweise der Chlorophyllkörner von Moosen (*Funaria* u. a.) und höheren Pflanzen (*Amarantus*). Die Wiederherstellung der flachen Form geht nach SENN bei *Amarantus* erst nach längerer Turgeszenz der Zellen zurück; bei *Funaria* stellte SENN fest, daß nach Rückgang der Plasmolyse, die die Chloroplasten zur Kontraktion gebracht hatte, diese wenigstens teilweise sich wieder scheibenförmig ausbreiteten.

Je verwickelter die Formen eines Plastiden sind, und je mehr sie sich von der oberflächenarmen Kugelform unterscheiden, desto auffallender werden an ihnen die Vorgänge der kapillaren Kontraktion werden können. Seit vielen Jahrzehnten sind die Chloroplasten von *Spirogyra* als ausgezeichnetes Objekt für das Studium der Plastidenkontraktion bekannt; es läßt sich erwarten, daß schon geringe Kontraktionen an ihnen wahrnehmbar und meßbar werden, und dass vielleicht auch im Verhalten benachbarter Teile eines und desselben Plastiden aufschlußreiche Unterschiede nachweisbar werden können.

Auffallende Bilder liefert die Kontraktion der Schraubebänder von *Spirogyra* vornehmlich dadurch, daß sie bei einer Ver-

kürzung keineswegs immer in der Zylindermantelfläche liegen bleiben, in der sie bisher durchaus lagen, sondern daß sie wenigstens streckenweise zentripetal ins Innere der Zelle rücken, und der Radius des von ihren Schraubenumgängen umhüllten Zylinders sich verkleinert; da das wandständige Protoplasma aber seine Lage beibehält und einen Teil des Protoplasmas die zentripetal vorwärts rückenden Chloroplasten mit sich schleppen, und auch die Vakuolenhülle von ihnen nach innen eingedrückt werden kann,



kommt es zu einer Spaltung der Plasmaschicht; seit ISRAEL (1897) hat man dieses Phänomen als Plasmoschise bezeichnet (vgl. KNY 1897; KÜSTER 1929, 31; SCHÖNLEBER 1935).

Abb. 27 zeigt einige Zellen von *Spirogyra*, deren Schraubenbänder sich kontrahiert und verschiedenartige Veränderungen am Bau des Protoplasten dadurch herbeigeführt haben — man vergleiche die Figurenerklärung.

Abb. 27. Plasmoschise und Kontraktion der Schraubenbänder von *Spirogyra*. *a* Deformation des Tonoplasten (10 Minuten in $n/4$ Kaliumbichromat); *b* die Schraubenbänder haben sich stellenweise kontrahiert; auf einer Flanke haben sie sich von der Zellwand getrennt; man sieht an dieser hier und da noch Reste des „Rinnenprotoplasmas“, das den ehemaligen Situs der Schraubenbänder kenntlich macht.

Was für Veränderungen im Zellenleib vor sich gehen müssen, damit die Schraubenbänder eine kapillare Kontraktion erfahren, ist deswegen schwer zu sagen, weil Mittel der verschiedensten Art gleiche oder sehr ähnliche Phänomene bewirken. GICKLHORN (1933) hat sich eingehend über die Wirkungen geäußert, die sich durch Wasserabgabe und nachfolgende Wiedergewinnung der normalen Turgeszenz erzielen lassen; SCHÖNLEBER (1935) erzielte an einer aus NaCl-haltigen Gewässern stammenden *Spirogyra* Kontraktion der Schraubenbänder durch Behandlung mit

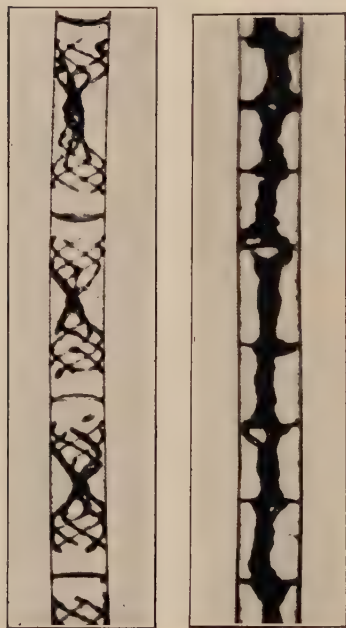
Leitungs- oder mit destilliertem Wasser — namentlich dann, wenn die Zellen durch Sauerstoffmangel besonders empfindlich gemacht worden waren; dieselben Effekte lassen sich aber an demselben oder ähnlichem Algenmaterial auf den verschiedensten anderen Wegen erreichen: durch oligodynamisch wirksame Medien (NÄGELI 1893), durch allzu intensive Belichtung (PRINGSHEIM 1879—1881), durch Bestrahlung mit ultravioletem Licht (SCHÖNLEBER 1935), durch mechanische Erschütterungen (SCHÖNLEBER 1935), durch Säureeinwirkungen (LAPICQUE & KERGOMARD 1923), durch den elektrischen Strom (LAPICQUE 1922; GICKLHORN & DEJDAR 1931, 603), durch erhöhte Temperatur (LEPESCHKIN 1924), durch Ultraschallwellen (stehende Wellen mit der Frequenz $7,0 \cdot 10^9$) u. a. m.

Die Symptome des durch Kontraktion an den Schraubenbändern von *Spirogyra* bewirkten Formwechsels sind folgende.

GICKLHORN (1933, 581) findet es leicht erklärlich, daß zuerst „die labilsten Stellen und die Orte des geringsten Widerstandes für Änderungen der Oberflächenspannung getroffen werden“ d. h. die Lappen und Zacken der Ränder; in der Tat werden diese frühzeitig eingezogen; indessen wissen wir von DE VRIES (1889, 20), daß es sich dabei nur um eine Regel handelt, und daß der Verlust der Zacken nicht immer gleichen Schritt mit der Verkürzung der Bänder hält; wenn eine Kontraktion der Chloroplasten und ein „Einschmelzen“ ihrer Formen in der Richtung der Schraubenbandlängsachse unabhängig von der in der Querrichtung des Bandes sich vollziehenden vor sich geht, so ließe sich erwarten, daß eine genauere Erforschung solcher Vorgänge vielleicht Einsichten in irgendeine strukturelle Anisotropie der Schraubenbänder vorbereiten könnte.

Die Verkürzung der Schraubenbänder setzt keineswegs immer an allen Schraubenumgängen gleichzeitig ein und schreitet ebensowenig immer an allen Abschnitten mit gleicher Geschwindigkeit vorwärts; sehr häufig ist der Fall, daß in der Mitte einer Zelle mehrere Windungen sich bereits sehr stark kontrahiert haben, während an den Polen derselben Zelle die Konfiguration der Chloroplasten noch normal ist; nun nimmt der von den Schraubenbändern umhüllte Raum Sanduhrform an (vgl. Abb. 27 und 28; DE VRIES 1889 u. a. m.). Wir werden später noch wiederholt davon zu sprechen haben, daß sich die Enden der Schraubenbänder von *Spirogyra* bei verschiedenartigen pathologischen Veränderungen anders verhalten, als ihre Mittelstücke.

Die Formen, welche der Chlorophyllapparat annehmen kann, wechseln mit dem Maß der Verkürzung, das die Bänder erfahren; wir hörten bereits, daß DE VRIES sie auf $\frac{1}{3}$ ihrer ursprünglichen Länge sich kontrahieren sah, und GICKLHORN (1933) spricht sogar von $\frac{1}{4}$; sie wechseln ferner mit der Annäherung benachbarter Schraubenumgänge aneinander. Abb. 28a zeigt eine tonnenförmige Chloroplastenspule; bei Abb. 28b bilden die Chloroplasten Pfeiler, die in der Längsachse der Zelle liegen; ebenso auffallend



a

b

wie mannigfaltig sind die Bilder, welche dann zustande kommen, wenn die Chloroplasten an der Außenwand einer Zelle sich zu einem hemisphärischen Ballen gehäuft haben, der mit den systrophischen Konfigurationen des Protoplasmas vieler Zellen verglichen werden darf, — oder wenn die Chloroplasten zu einer gleichmäßig gerundeten Kugelform sich geballt haben (vgl. Abb. 29; SCARTH 1924; SCHÖNLEBER 1935).

Ähnliche Bilder haben vielleicht auch CHIEN (1917) vorgelegen, der nach Behandlung der

Abb. 28. Kontraktion der Plastiden nach elektrischer Reizung; *Spirogyra setiformis*.
a sanduhrförmige Stadien;
b pfeilerförmige Kontraktion vorgeschrittener Stadien.

(Nach GICKLHORN & DEJDAR.)

Spirogyra-Zellen mit Baryum eine Umschlingung des Zellkernes durch die Chloroplasten eintreten sah.

Es wird freilich nicht immer leicht sein zu entscheiden, ob die Chloroplasten nach bescheidener oder kräftiger kapillarer Kontraktion sich geballt haben oder ohne solche durch Plasmabewegungen irgendwelcher Art zu kugelähnlichen Ballen zusammengeführt worden sind, wie wir es oben bei Erläuterung von Abb. 8 zu behandeln gehabt haben.

Wie steht es mit der Umkehr und Umkehrbarkeit der geschilderten Formwechselforgänge? Im Gießener Botanischen Institut sind wiederholt umfangreiche Versuchsserien durchgeführt worden, um die Neubildung der bei kapillarer Kontraktion verlorengegangenen Randzacken der Schraubenbänder von *Spirogyra* zu erforschen; niemals ist es bisher gelungen, an ganzrandig gewordenen Bändern wieder Zacken entstehen zu lassen.

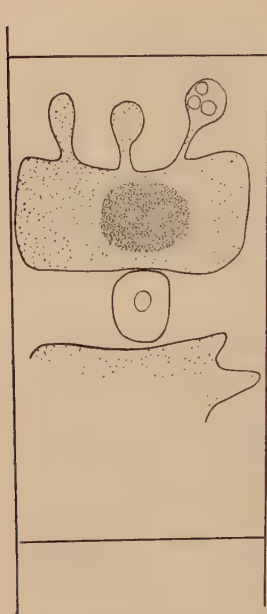
Anders steht es mit der Verkürzung der Schraubenbänder. GICKLHORN hat die Wiederherstellung der normalen Form an den durch langsam fortschreitenden Wasserverlust und durch Wiederherstellung des ursprünglichen Turgors deformierten Chloroplasten feststellen können; SCHÖNLEBER spricht ebenfalls von der Möglichkeit einer Restitution — eine solche gelang freilich am Material der genannten Autorin nur ausnahmsweise. Offenbar ist es nur ein kleiner Schritt, der die umkehrbaren von den nicht mehr umkehrbaren Kontraktionen trennt, und es scheint, daß die Grenze, deren Überschreitung bleibende Änderungen in den sich kontrahierenden Chloroplasten hervorruft — Veränderungen struktureller



Abb. 29. Kugelähnliche Kontraktion der Schraubenbänder: *Spirogyra*. (Nach SCHÖNLEBER.)

Art und insbesondere Veränderungen der Oberflächen der Plastiden, über deren Qualitäten wir leider noch garnicht unterrichtet sind — oder welche die Chloroplasten tötet, dem Zyto-morphologen oftmals sich nicht bemerkbar macht. SCARTH versuchte die verschiedenen Grade, die in der Kontraktion der Chloroplasten von *Spirogyra* zu unterscheiden sind, zu kennzeichnen und spricht von einer vitalen und einer desintegrativen Kontraktion; es besteht die Möglichkeit, daß die sehr weitgehenden Kontraktionen der Schraubenbänder, die schon wiederholt beschrieben und abgebildet worden sind, desintegrativer, strukturzerstörender Art sind, so daß es fraglich bleiben mag, ob sie vielleicht mit besserem Rechte im nächsten Kapitel und in dem die Quellung der Plastiden behandelnden Abschnitt zur Sprache kommen sollen als hier. —

Die beiden Chloroplasten der *Zygnema*-Zellen sind sternförmig d. h. von einem zentralen Körper gehen nach allen Seiten



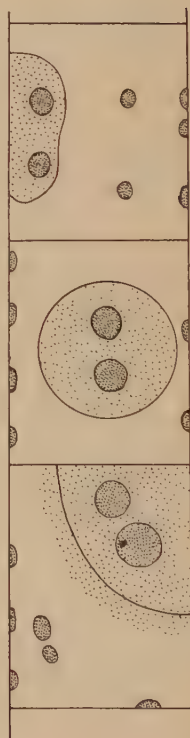
a



b



c



d

Abb. 30.
Kontraktion der
Plastiden: *Zygnuma*.
a die Pseudopodien
haben sich zu gestielten
Köpfchenbildungen
kontrahiert; b und c die
Pseudopodien sind
verschwunden; die
Plastiden haben sich
abgerundet; a—c nach
Plasmolyse und
Deplasmolyse; d nach
14 stündiger
Behandlung mit Benzin-
atmosphäre: Die
Plastidenpaare haben
sich zu systrophischer,
in der mittleren Zelle zu
kreisrund umrissener
Ballung vereinigt;
jeder Plastidenballen
enthält 2 Pyrenoide;
der der untersten Zelle
ist von einem deutlich
abgesetzten Proto-
plasmaum umgeben;
die granulierten
Häufchen bestehen aus
Protoplasma und
Gerbstoffbläschen.

namentlich auf den dem Zellenende und der Zellaußenwand zugewandten Seiten pseudopodienähnliche, meist geradegestreckte, zugespitzte, zuweilen verzweigte, seltener segelartig verbreiterte Fortsätze aus. Der bescheidenste Grad von Kontraktion zeigt sich an ihnen dann, wenn die Pseudopodien sich verkürzen und an ihren Enden abrunden (Abb. 30a); die Pseudopodien können vielleicht eingezogen werden (b) und die Plastiden zu Kugeln sich runden (c); ja wir finden zuweilen die beiden Plastiden einer Zelle zu einer Kugel geformt, die zunächst nur durch ihre Ausstattung mit zwei großen Stärkeherden ihre Zusammensetzung und Entstehung verrät (Abb. 30d). Diese oder ähnliche Ballen gleichen den bekannten systrophischen Häufungen des Protoplasmas — auch in der Ausbildung des plasmatischen Saumes, der die Plastidenkugeln oder kugelähnlichen Gebilde zuweilen umrahmt (Abb. 30d unten) und den an rein protoplasmatischen Systrophen der oft beschriebenen *Allium*-Zellen beobachteten entspricht (vgl. KÜSTER 1929, 1936).

Das einfachste Mittel zur Erzeugung der hier beschriebenen oder ähnlichen Kontraktionsbilder ist eine kurzwährende Plasmolyse (0,5 n KNO_3) und nachfolgende Deplasmolyse; die in Abb. 30d dargestellten Ballungen stammen aus einem Präparat, das 14 Stunden einer Benzinatmosphäre ausgesetzt worden war.

Niemals habe ich beobachten können, daß die Kontraktionen der *Zygnema*-Plastiden wieder zurückgegangen wären.

Die grünen Platten von *Mesocarpus* kontrahieren sich unter dem Einfluß der verschiedensten Bedingungen zu mannigfaltigen Formen, die uns manches grundsätzlich Wichtige lehren.

Abb. 31a und b zeigt eine *Mesocarpus*-Zelle, deren Chloroplasten sich stark kontrahiert haben; da die Längsränder und Ecken der Plastidenplatte unverändert in ihrer Lage geblieben sind, kam es zur Bildung eigenartiger Stiefelzieher- oder Rocheneierformen. Verkürzen sich auch die Längsränder, so nehmen die Rocheneierformen nur noch $\frac{3}{4}$ oder $\frac{2}{3}$ der Zellenlänge in Anspruch.

Die Kontraktionsformen können noch sehr viel komplizierter werden und mit vielen Einzelheiten an die Formen erinnern, die wir von den in konkaver Plasmolyse kontrahierten Protoplasten her kennen (Abb. 31b, c). Bleiben die Längsseiten der Chloroplastenplatte nicht durchweg erhalten, so entstehen Formen wie die in Abb. 31c dargestellte. Geht die Verkürzung der

Platten sehr weit und bleiben gleichwohl ihre Enden in der ursprünglichen Lage fixiert, so kommt es zu Zerreißen der Plastiden — sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung der Zelle (Abb. 31c); die Teilstücke bleiben zuweilen noch längere Zeit durch Fäden der Plastidensubstanz miteinander verbunden.

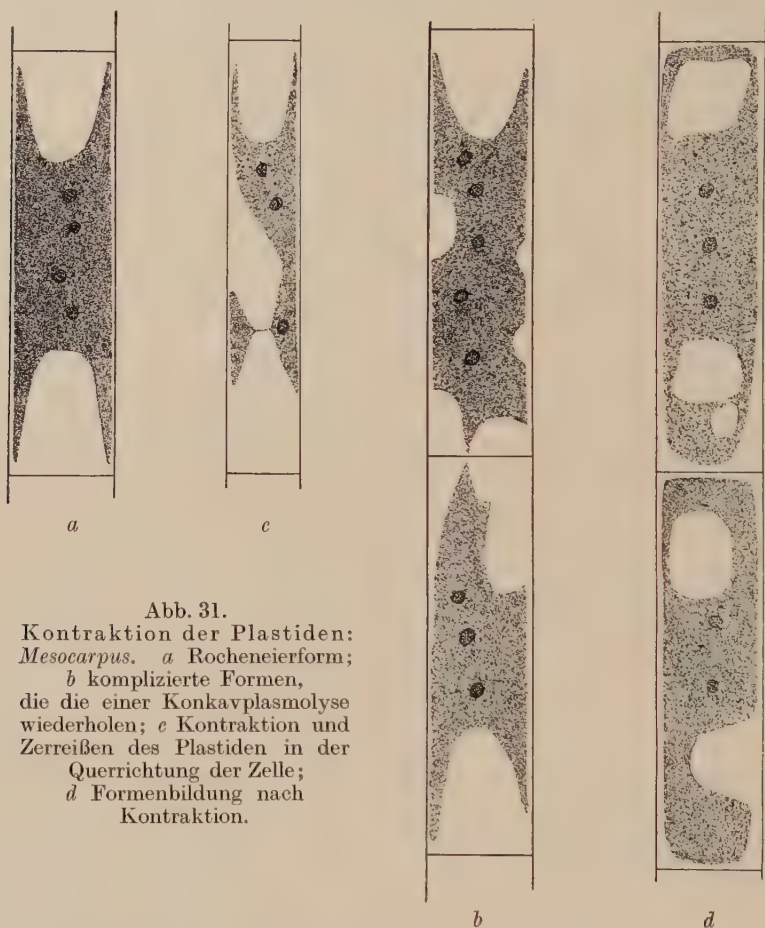


Abb. 31.

Kontraktion der Plastiden:
Mesocarpus. a Rocheneierform;

b komplizierte Formen,
die die einer Konkavplasmolyse
wiederholen; c Kontraktion und
Zerreißen des Plastiden in der

Querrichtung der Zelle;

d Formenbildung nach
Kontraktion.

Bei keiner dieser Kontraktionen habe ich jemals die ursprüngliche Plastidenform sich wieder herstellen sehen.

Bleiben alle Ränder, auch die den Querwänden anliegenden, in ihrer Lage, so führt die Kontraktion der Chloroplastenplatten

zur Lochbildung (Abb. 31d): Es entstehen große oder kleine, einzelstehende oder zu netzartigen Gruppen vereinigte, wechselnd umrissene Foramina.

Wenn der kapillaren Kontraktion eine Expansion folgte, könnten sich — so ließe sich annehmen — die Foramina — wohl wieder schließen; indessen habe ich nach einer Schließung der Plastidenforamina bisher umsonst gesucht.

Foramenbildung ist in der normalen Zytogenese an Algenplastiden eine weitverbreitete Erscheinung (vgl. KÜSTER 1935a, 236ff.); beim normalen Gang der Zellenentwicklung kommen Löcher wohl durch fortgesetzte Ausbreitung und infolge einer hierdurch bedingten Dickenabnahme der Plastiden zustande.

Ebensolche Kontraktionen, wie wir sie für Konjugaten beschrieben haben, sind an Grünalgen (*Oedogonium*, *Draparnaldia*), an Rot- und Braunalgen, besonders oft an Diatomeen zu beobachten.

Für die Plastiden der *Draparnaldia* hat CHADEFAUD (1936, 26, 44) die Vorgänge der kapillaren Kontraktion eingehend beschrieben: Die Zipfel der Plastiden werden immer kürzer, schließlich sind die Plastiden ganzrandig (vgl. auch SPENCER LE MOORE 1888). Minder empfindlich fand CHADEFAUD (1936, 29) die Plastiden von *Oedogonium*. Wie die in der Fläche des Plasmabelages sich entwickelnden Formen können auch die ins Innere der Zelle tretenden Auswüchse (CHADEFAUD's „digitations intervacuolaires“ — 1936, 30, 32; vgl. oben S. 19) bei *Oedogonium bohemicum* u. a. „eingezogen“ werden, d. h. durch Kontraktion schwinden.

Für *Cladophora* und *Oedogonium* beschreibt CHADEFAUD (1936, 32) den schon wiederholt von den Autoren — man vgl. namentlich BERTHOLD (1886, 173) — behandelten kapillaren Zerfall der Plastiden in „pseudoplastes“ — jedes Stück gleicht dem Ganzen darin, daß es mit Stärke und Pyrenoid ausgestattet ist; zumeist sind die pseudo-plastes zunächst noch nicht selbständig, sondern durch zarte Anastomosen miteinander verbunden.

Bei plakochromatischen Diatomeen können die großen Plastidenplatten in polygonale Stücke sich zerlegen (*Nitzschia vitrea*), die wie mit scharfen Schnitten voneinander getrennt erscheinen.

Ein lehrreiches Beispiel für die unter dem Einfluß fremder Organismen vor sich gehende Kontraktion der Plastiden hat

ROTHERT (1896, 551) für die Gallen beschrieben, welche *Notomata Wernecki* an *Vaucheria* erzeugt.

Wir haben am Eingang unseres Kapitels von Kontraktionen gesprochen, welche sich ebenso leicht hervorrufen wie rückgängig machen lassen. Die Beschäftigung mit den hochorganisierten Chloroplasten von *Spirogyra* und *Zygnema* usw. hat uns aber vorzugsweise mit Kontraktionserscheinungen bekannt gemacht, welche jenseits der Grenze liegen, welche die reversiblen von den irreversiblen Formveränderungen trennt: bei vielen Objekten ist es leicht, bescheidene und weitgehende Kontraktionen hervorzurufen, aber vorläufig noch sehr schwer, entsprechende Expansionen an den kontrahierten Plastiden zu veranlassen. Wir wollen uns im folgenden mit einigen Fällen beschäftigen, welche durch leicht erreichbare und zuweilen sehr mannigfaltig sich auswirkende Expansionserscheinungen gekennzeichnet werden.



Abb. 32.
Amöboider Formwechsel:
Leukoplast von *Orchis latifolius*.
Erklärung im Text.
(Nach KÜSTER.)

Wir beginnen mit den Plastiden der höheren Pflanzen, die ebenso leicht zu Kontraktionen wie zu Expansionen zu bringen sind; bei der Kleinheit und der wenig differenzierten Form der Plastiden macht sich freilich der kapillar bedingte Formwechsel nur wenig bemerkbar. Kennzeichnend für die oben behandelten Fälle der normalen Zytogenese bleibt es, daß die Umrisse der expandierten und kontrahierten Plastiden von der Kreisform nicht wesentlich abweichen.

Ein besonders empfehlenswertes Objekt, an dem die Untersuchung des kapillaren Formwechsels der Phanerogamenplastiden leicht gelingt, und die Mannigfaltigkeit der erreichbaren Formen überrascht, geben die Blattepidermen mancher Orchideen ab (*Orchis latifolius* u. a.), deren Leukoplasten namentlich nach Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen und nach Auswaschen der Plasmolytica (n-Rohrzucker, n-KNO₃ usw.) mit Wasser sehr schnell ablaufende amöboide Bewegungen ausführen. In Abb. 32 und 33 sind zwei Plastiden in verschiedenen Stadien dieses Formwechsels dargestellt (KÜSTER 1911).

Abb. 32 zeigt die binnen fünf Minuten ablaufenden Formveränderungen eines Leukoplasten: bei *a* wird an der Breitseite des Plastiden ein schlankes Pseudopodium sichtbar; es wird bald wieder eingezogen, an anderer Stelle ein neues gebildet; hiernach rundet sich der Plastid wieder ab.

Abb. 33 zeigt Veränderungen, die insgesamt 4 Minuten beanspruchten: am Ende eines langgestreckten Plastiden wird ein hakenförmiges Pseudopodium sichtbar (*a, b, c*), das sich geißelartig verlängert (*d*); dann folgt eine Kontraktion, bei der (*e*) ein tropfiger Zerfall sich vorbereitet; bei (*f*) sind zwei Stücke erkennbar, die noch durch einen feinen Faden Plastidensubstanz verbunden sind; später (*g*) ist ein solcher nicht mehr sichtbar; der kleine

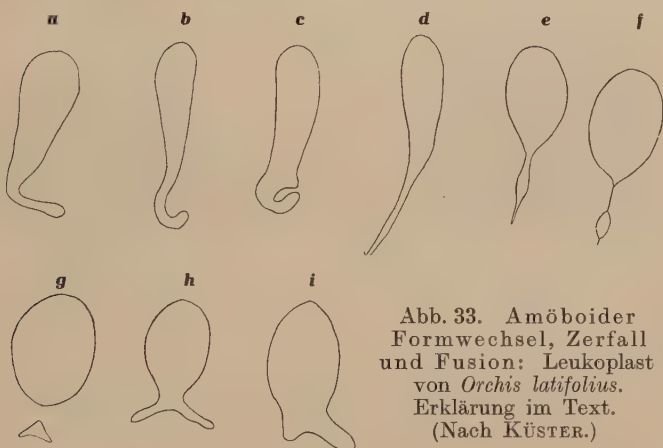


Abb. 33. Amöboider Formwechsel, Zerfall und Fusion: Leukoplast von *Orchis latifolius*. Erklärung im Text. (Nach KÜSTER.)

abgetrennte Teil führt lebhaftere Formveränderungen aus und wird zu einem dreieckigen Gebilde, das später wieder mit dem Hauptteil des Plastiden zusammenfließt (*h*); die Pseudopodien bleiben noch in lebhafter Bewegung und Formveränderung (*i*).

Dieselben Erscheinungen hat später GICKLHORN (1931) nochmals für dasselbe Objekt beschrieben. Nach ihm sind die Lösungen der Elektrolyte wirksamer als die der Anelektrolyte. Abb. 34 zeigt (nach GICKLHORN), wie die den Zellkern umlagernden Plastiden sämtlich auf der dem Kern abgewandten Seite ihre Pseudopodien bilden; bei meinen Beobachtungen sah ich die Pseudopodien bald an der dem Kern zugewandten, bald an der ihm abgewandten Seite entstehen.

An den farblosen Plastiden panaschierter Blätter haben SCHUMACHER (1928, 1929) und v. LOUI (1931) amöboide Formveränderungen wahrgenommen.

Wenn sich auch — soweit bisher bekannt — an Leukoplasten oder ähnlichen sehr farbstoffarmen Plastiden die amöboiden Erscheinungen am besten beobachten lassen, so sind diese doch keineswegs ein Vorrecht der genannten Arten von Plastiden. Ebensolchen oder ähnlichen Formwechsel habe ich für Chloroplasten (Epidermis von *Listera* — 1911) beschrieben; er tritt

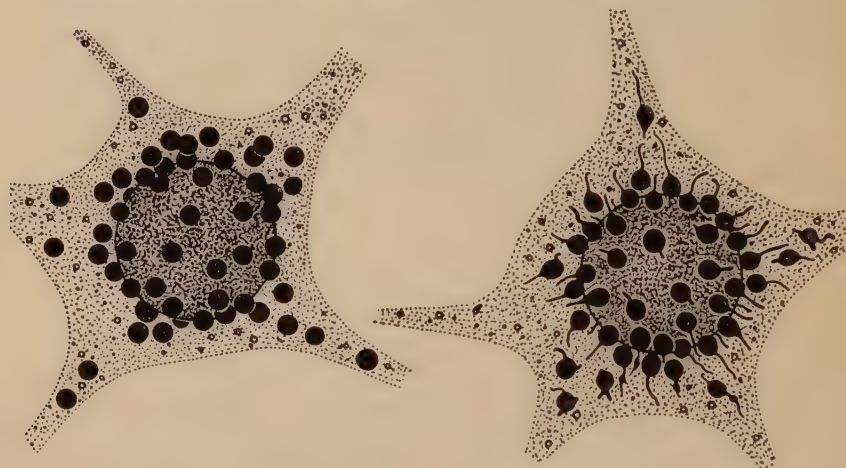


Abb. 34. Amöboider Formwechsel der Plastiden und Beziehung der Pseudopodienbildung zum Zellkern: *Orchis latifolius*.
(Nach GICKLHORN.)

ferner an den Plastiden von Diatomeen, Rot- und Braunalgen auf (KÜSTER 1911) — allerdings spielt sich ihr Formwechsel sehr viel langsamer ab. Für Diatomeen (*Melosira nummuloides*) hat SCHMITZ (1882, 82) diese Erscheinung zuerst beschrieben; er hebt hervor, daß es längerer Beobachtung bedarf, um ihrer ansichtig zu werden. CRATO (1896, 471) beschrieb Analoges für die Phäoplasten von *Sphacelaria*, SAUVAGEAU (1917) für die von *Sacorrhiza*; nach eigenen Beobachtungen an Diatomeen und nach den von CRATO für *Sphacelaria* gegebenen Abbildungen zu schließen (vgl. Abb. 35), ist der Formwechsel ihrer Phäoplasten ein den ganzen Umriß der Plastiden beherrschender Vorgang, während an den Leuko- und Chloroplasten der Orchideen ich (1911) und

GICKLHORN (1931) nur lokal Pseudopodienbildung und Umrißdeformation eintreten sahen.

NOLL teilt mit, daß er amöboide Formveränderungen an den Chloroplasten von *Bryopsis* beobachtet habe (vgl. SENN 1908); trotz langjähriger Beschäftigung mit *Bryopsis* habe ich NOLLS Beobachtungen bisher nicht bestätigen können; die durch Wachstum entstandenen pseudopodienartigen Bildungen (s. o. Abb. 21) kommen für den Zusammenhang des vorliegenden Abschnittes natürlich nicht in Betracht.

Bei der schwierigen Frage, ob alle hier geschilderten Erscheinungen des amöboiden Formwechsels den Zellenpathologen interessieren, wollen wir uns nicht aufhalten. Die für die Orchideen beschriebenen Formwechselvorgänge kommen zwar nach gewaltsamen experimentellen Eingriffen in das Zellenleben leicht



Abb. 35. Amöboider Formwechsel der Phaeoplasten;
Formwechsel binnen 45 Minuten: *Sphacelaria*.
(Nach CRATO.)

zur Beobachtung; indessen möchte ich nicht daran zweifeln, daß sie auch unter normalen Bedingungen des Zellenlebens sich abspielen.

HEITZ' (1936b, 146) soeben erschienene Mitteilungen bestätigen nicht nur diese Annahme für *Urginea*, *Bellevallia*, *Allium*, *Colchicum*, sondern weisen darauf hin, daß die Befähigung der Plastiden zur Pseudopodienbildung offenbar weiter verbreitet ist, als man bisher annahm. —

Wir haben bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß die Kontraktion der Plastiden so weit gehen kann, daß die bisher kontinuierliche Plastidenmasse in zwei oder mehr Stücke zerreißt. Für die Plastiden der Orchideen ließ sich zeigen, daß der Zerreißung neue Vereinigung folgen kann. In vielen anderen Fällen (*Mesocarpus* — s. o. Abb. 31c) ist eine Wiedervereinigung nicht möglich, jedenfalls bisher nicht beobachtet worden.

Ein zum Studium kapillarer Kontraktion und nachfolgender Expansion und für die Beobachtung einer kapillaren Zerstückelung und einer nachfolgenden Fusion hervorragend geeignetes Objekt liefern uns die Plastiden mancher Rotalgen.

Im Wandbelag der langen Zentralzellen gürtelförmig umrindeter *Ceramium*-Arten liegen die blaßbroten Plastiden wie schmale Bänder in der Richtung der Zellenlängsachse. Namentlich in alternden Kulturen tritt Kontraktion der Plastiden ein und führt zu ihrer Zerstückelung; indem die Plastiden sich wieder ausbreiten und pseudopodienartige Lappen und Äste entwickeln, die miteinander fusionieren können, entstehen schließlich Bilder wie

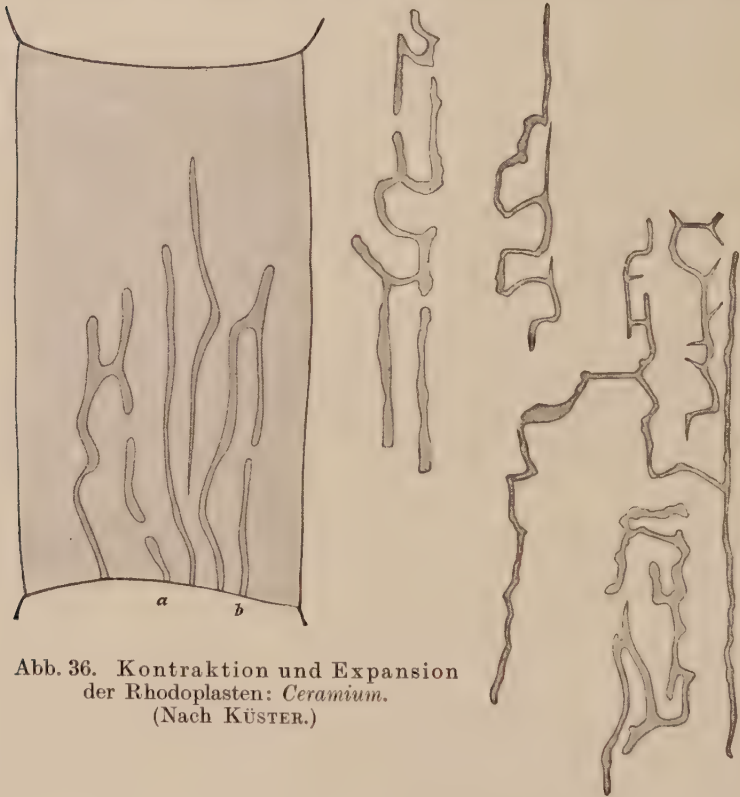


Abb. 36. Kontraktion und Expansion
der Rhodoplasten: *Ceramium*.
(Nach KÜSTER.)

die in Abb. 36 dargestellten. Die in der beschriebenen Weise deformierten Plastiden bleiben noch lange lebensfähig. Kontraktionen der Rhodoplasten und Zerfall langer Formen in Reihen kurzer Glieder spielt in der normalen Zytogenese der Rhodophyzeen offenbar keine geringe Rolle (vgl. BERTHOLD 1886, 173; DARBISHIRE 1896; KÜSTER 1904; 1935 a, 291).

Bei den für *Ceramium* geschilderten verästelten Plastidenformen handelt es sich offenbar um Gebilde, die durch Verschmelzung von zwei oder mehr Anteilen zustande gekommen sind, von welchen mindestens einer durch kapillare Expansion sich ausgedehnt, einen Nachbarplastiden erreicht und durch die Fusion den Flüssigkeitscharakter der vorliegenden Plastidensubstanz dargetan hat. Gerade der Vorgang der Fusion hat deswegen besonderes Interesse für uns, weil wir ihn so selten in der lebendigen Zelle und an ungeschädigten Plastiden sich abspielen sehen. Wir werden später noch davon zu sprechen haben, mit welcher Beharrlichkeit auch Plastiden, die mit allen Anzeichen des mechanischen Druckes nebeneinandergelagert worden sind, einer Fusion widerstreben, und werden ferner zu hören haben, daß das Eintreten einer Fusion in sehr vielen Fällen auf degenerative Veränderungen — mindestens der Oberflächenschicht der Plastiden — schließen läßt.

Bei den erwähnten Vorgängen von Fusionen führen diese zur Entstehung abnormer Plastidenformen. Vergeblich habe ich bei den vorhin schon genannten Rotalgen nach Beispielen dafür gesucht, daß durch Expansion und Fusion die ursprüngliche Gestalt des unzerstückelten Plastiden wieder hergestellt würde: Es wäre vorstellbar, daß sich die Substanz eines zerstückelten Plastiden vorzugsweise in der Richtung zum zugehörigen Nachbarstück expandierte; dergleichen habe ich aber bisher niemals beobachten können.

Glücklicher war BIEBL (1936), der im Experiment durch Behandlung verschiedener Rotalgen mit hypotonischen Mitteln die roten Farbstoffträger zur Kontraktion und Abrundung und hier-nach durch Übertragen in Meerwasser wieder zur Expansion und Wiederherstellung der normalen Formen zu bringen vermochte (*Polysiphonia urceolata* und *Antithamnion plumula*).

Objekte, für die sich mit derselben Zuverlässigkeit kapillare Expansion und nachfolgende Fusion erweisen lassen, wie für die der genannten Rotalgen, sind vorläufig nicht bekannt; überhaupt sind die Fälle selten, in welchen sich Fusion von gesunden Plastiden nachweisen oder wahrscheinlich machen läßt. Durchsicht umfangreicher *Spirogyra*-Proben macht zuweilen mit Zellen bekannt, in welchen benachbarte Umgänge der Schraubenbänder durch Anastomosen miteinander verbunden sind; höchstwahrscheinlich handelt es sich bei solchen Bildern wie den in Abb. 37

dargestellten um Fusion. Zuverlässig erwiesen ist eine solche für die seltenen Fälle, in welchen die Schraubenbänder der *Spirogyra* durch Fusion henkel- und ringförmig sich entwickeln (Abb. 38 — vgl. KÜSTER 1927 a).

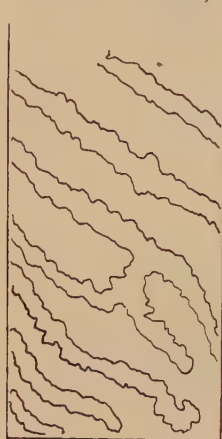


Abb. 37. Fusion
benachbarter
Schraubenbänder:
Spirogyra.
(Nach KÜSTER.)



Abb. 38. Ring-
förmige Fusion
der Schraubenbänder:
Spirogyra.
(Nach KÜSTER.)

Auch bei *Spirogyra* entstehen also durch Fusion verschiedenartige Mißformen; zerlegt man die Schraubenbänder künstlich in mehrere Stücke, so tritt niemals irgendeine Fusion der Fragmente und eine Wiedervereinigung der Stücke zu den normalen Ausgangsformen ein. Die Zerstückelungen der *Spirogyra*-Schraubenbänder lassen nun freilich den Mikroskopiker besonders leicht erkennen, daß die Fragmentation eine Folge weitgehender Strukturveränderungen ist oder nur gleichzeitig mit solchen sich abzuspielen scheint; wir kommen später ausführlich auf sie zurück.

Bei *Mesocarpus* kann nach MAGDEBURG Fusion von vegetativen Zellen eintreten; „die beiden Chromatophoren haben sich anscheinend stets vereinigt“ (1926, 358). —

Ich möchte hier eines von BEAUVERIE (1936) namentlich für die gelben Chromoplasten verschiedener Ranunculaceen beschriebenen Phänomens gedenken, das ich nur deswegen hier zur Sprache bringe, weil der genannte Forscher in den zur Diskussion stehenden Erscheinungen Reaktionen rein kapillar-physikalischer Art zu sehen scheint, so daß sie den von uns soeben behandelten Zerfallserscheinungen vergleichbar sein dürften. BEAUVERIE spricht von einer „Granulisation“ der Chromoplasten, wenn diese schon unter dem Einfluß schwacher Angriffe der Außenwelt eine „résolution immédiate ou progressivement totale en

granules sphériques tous égaux et uniformes“ erfahren; die Zusammensetzung jedes Granulums ist nach BEAUVERIE der des ursprünglichen ganzen Plastiden gleichwertig. Ähnliches vollzieht

sich nach demselben Autor zuweilen auch an Chloroplasten — z. B. beim herbstlichen Farbwechsel oder nach Infektion durch Parasiten. Der kleine „Morula“-haufen der Granula kann unter bestimmten Bedingungen sich lockern; die isolierten Granula zeigen BROWNSche Molekularbewegung. BEAUVERIE beschreibt ihr Aussehen im Dunkelfeld: „Ils peuvent se conserver assez longtemps sans que l'on aperçoive cette poussière neigeuse indiquant qu'ils se détruisent à leur tour et sans que l'on observe les gouttelettes brillantes qui marquent l'apparition des lipoides par ségrégation des constituants protéolipoidiques du plaste.“

Eigene Beobachtungen haben mich wiederholt mit Erscheinungen bekannt gemacht, die den von BEAUVERIE mitgeteilten vergleichbar zu sein scheinen, die aber gleichwohl mit kapillarem Zerfall nichts zu tun haben und als Entmischungsvorgänge, die sich mit Verquellung, Verflüssigung und Lösung des Stromas verbinden, zu deuten sein dürften. Ich verweise auf das, was später über die Symptome der Lipophaneroze mitzuteilen sein wird.

4. Teilung

Auch die Formveränderungen, welche die Plastiden bei der Teilung durchmachen, oder mit welchen sie sich auf eine solche vorbereiten, sind kapillarbedingte Phänomene und stehen schon deswegen den soeben besprochenen nahe. Die besondere zellenbiologische Bedeutung derjenigen Formveränderungen, welche zur Teilung der Plastiden führen, mag es rechtfertigen, wenn wir dieser einen eigenen Abschnitt widmen.

Abnorme Teilungsbilder kommen an den Plastiden namentlich dann zustande, wenn die Teilung unvollkommen bleibt, d. h. die Durchschnürung der Plastidensubstanz auf halbem Wege stehenbleibt oder vielleicht sogar zurückgeht, derart, daß die ursprüngliche Ruheform der Plastiden wieder hergestellt wird.

Wir sprachen schon vorhin (vgl. Abb. 21) von abnorm verlängerten Plastiden der *Bryopsis*-Schläuche; die Einkerbungen, die an ihnen wahrnehmbar sind, lassen annehmen, daß diese Plastiden über die Anfangsstadien der Teilung abnormerweise nicht hinauskommen. In vielen anderen Fällen schreitet der Vorgang der Zerlegung weiter vor, der Plastid bleibt aber auch dann noch unzerstückt und läßt zwei, drei oder mehr Portionen seiner Substanz noch durch feine Stränge miteinander in Verbindung

bleiben. Abb. 39a zeigt einen stark verlängerten Plastiden (Länge $220\ \mu$), der neben zahlreichen normalen oder wenig verlängerten sich fand; die beiden Stücke des Plastiden sind durch einen zarten grünen Faden, der etwa $100\ \mu$ lang ist, miteinander verbunden; die in Abb. 39b dargestellte Plastidenkette ist ungefähr $160\ \mu$ lang; sie stammt aus einer Zelle, deren Plastiden mit Stärke überreich beladen waren; die Plastidenketten werden von den Plasmaströmchen langsam vorwärts getragen.

Die hier beschriebenen Stränge der Plastidensubstanz (vgl. das oben Seite 6 Gesagte) sind die längsten, welche ich an diesem Objekte habe entstehen sehen.

Die hier dargestellten und ähnliche Bilder unvollkommener Teilung entsprechen keineswegs schnell vorübergehenden Phasen. Wir schließen hieraus auf einen besonders hohen Grad von Zähigkeit einzelner Plastiden, der den normalen der unmittelbar neben diesen liegenden weit über treffen kann.



Abb. 39. Unvollkommene Teilung der Plastiden; die Stücke der Plastiden bleiben durch feine grüne Fäden miteinander verbunden. a stärkearmer, b stärkereicher Chloroplast; c auch nach der Teilung bleiben lange gradlinige „Stacheln“ erhalten: *Bryopsis*.

Selbst dann, wenn die Teile sich völlig voneinander trennen, können die fadenähnlichen Fortsätze wie starre Nadeln beträchtlicher Länge noch erhalten bleiben (Fig. 39c); vielleicht ist ihre Substanz nicht mehr zähflüssig, sondern fest.

Dieselben Bilder, die man an geeigneten Zellen und Plastidenformen durch Behandlung der Objekte mit plasmolysierenden Lösungen erhalten kann (vgl. oben Abb. 5), kommen auch beim

normalen Wachstum der Zellen durch mechanische Faktoren, die wir nicht näher analysieren können, gelegentlich zustande: Die Plastiden erfahren alsdann abnorme Teilungen, wie wir sie in Abb. 40a dargestellt finden (*Selaginella*), und werden in ungleich große und ungleich geformte Stücke zerlegt, die noch durch dünne Stränge verbunden bleiben.

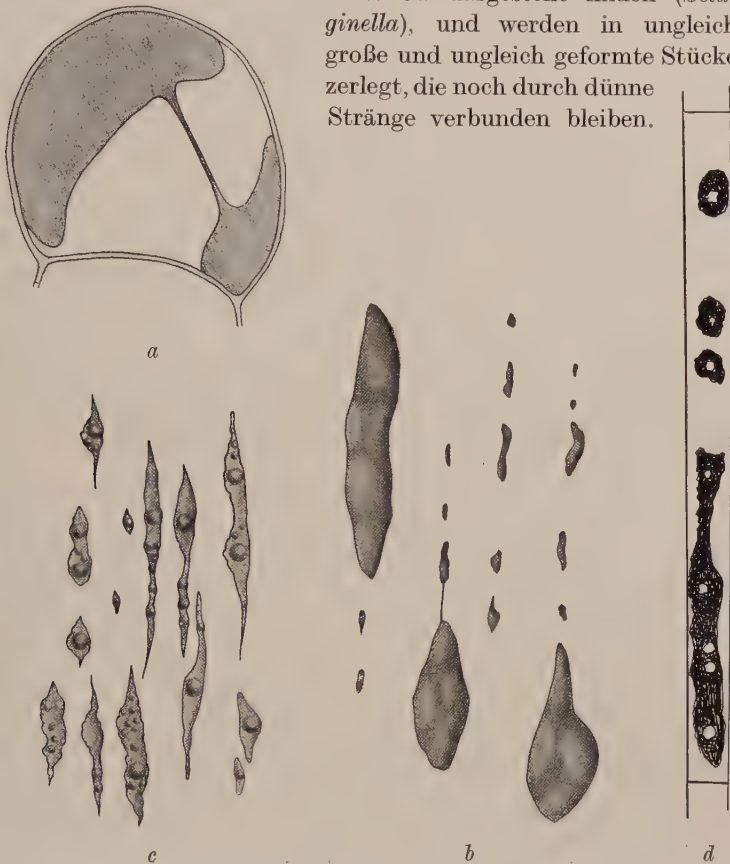


Abb. 40. Unvollkommene und inäquale Teilungen der Plastiden. *a Selaginella Martensii*, normal vegetierende Zelle; *b Bryopsis* nach Kultur in diastasehaltiger Nährlösung; die stärkereichen Plastiden sind in große und kleine, regelmäßig in Reihen liegende Stücke zerfallen; *c Bryopsis*, inäquale Teilung stärkerreicher Plastiden; *d Mesocarpus*, inäqualer Zerfall der Plastiden einer stark verlängerten Zelle.

Unter normalen Verhältnissen erfolgt die Teilung der Plastiden derart, daß zwei völlig gleichgroße oder in ihren Dimensionen nur wenig unterschiedene Tochterplastiden zustande

kommen; Ausnahmen davon sind in der normalen Zytogenese wohl selten — gewisse atypische Teilungsbilder, die man gelegentlich bei den schon oft diskutierten Plastidenketten von *Selaginella* (vgl. HABERLANDT 1888) beobachten kann, und welche durch das Erscheinen sehr kleiner Teilplastiden neben solchen des üblichen Formates gekennzeichnet werden, mögen hier genannt sein (REINHARD 1933, 561).

Die regulierenden Korrelationen, welche im normalen Zellenleben überall einen so regelmäßigen Ablauf der Plastidenteilung gewährleisten, werden offenbar durch Bedingungen der verschiedensten Art gestört, so daß die Plastiden, die sich zur Teilung anschicken, sich nicht mehr in der Mitte einschnüren, sondern sich zur Zerlegung in zwei auffallend ungleich große Teilstücke anschicken: in alternden Kulturen von *Bryopsis* sind Plastiden sehr häufig, welche sich nicht nur unvollkommen, sondern auffallend asymmetrisch einschnüren, so daß die längere Tochterhälfte zwei-, drei-, vier- oder fünfmal so lang ist wie die kleinere neben ihr. An künstlich kultivierten *Codium*-Schläuchen kann man dasselbe wahrnehmen.

Die Mannigfaltigkeit der bei *Bryopsis* auftretenden Anomalien ist sehr groß: Nebeneinander erscheinen in alternden Kulturen Fäden, deren Plastiden unvollkommen sich teilen und miteinander noch reihenweise verbunden bleiben, — und andere, deren Plastiden sich durch Teilungen voneinander trennen, die sich ohne alles Mitwirken regulierender Korrelationen abzuspielen und lediglich denselben physikalischen Gesetzen zu gehorchen scheinen, welche einen bei Plasmolyse entstandenen Protoplasmafaden in wechselnd große Tropfen zerlegen (vgl. Abb. 40b, c). Beobachtungen dieser Art habe ich immer nur an Material gemacht, dessen Plastiden besonders reich mit Stärke beladen waren.

Bei den höheren Pflanzen scheinen so weitgehende Störungen des normalen Teilungsverlaufes noch nicht beobachtet worden zu sein (vgl. REINHARD 1933, 561).

Erscheinungen des tropfigen Zerfalls an Plastiden, welche dabei in ungleich große Teilstücke unvollkommen zerlegt werden, hat REINHARD an *Selaginella* gemacht und bereits mit analogen Erscheinungen, wie sie an Protoplasmafäden sich beobachten lassen, zutreffend verglichen (1933, 561).

Als inäquale Zwangsteilungen möchte ich diejenigen Vorgänge bezeichnen, bei welchen Plastiden durch irgendwelche auf

sie eindringende Zellenbestandteile zerschnitten werden — ich denke hierbei an die Zerlegung der Plastiden der *Spirogyra*- und *Mesocarpus*-Zellen durch die zentripetal sich entwickelnde neue Querwand einer in Teilung begriffenen Zelle. Es ist nicht schwer, die Plastiden derart an die kritische Stelle der Zelle zu schieben, daß bei Fertigstellung der neuen Querwand die Plastidensubstanz an atypischer Stelle zerlegt wird. Der Versuch gelingt am einfachsten mit Hilfe der Zentrifuge: Werden die Plastiden nicht allzuweit an das distale Ende der Zelle geschleudert, und bleibt ihr Ende noch vor der Ebene der Querwandbildung liegen, so machen sie eine inäquale Teilung durch, indem die Hauptmasse der distalen Tochterzelle zufällt, ein kleines Fragment der Plastiden in die proximale gerät.

Die Bisquitformen, die schon seit vielen Jahrzehnten für die zur Teilung sich anschickenden Plastiden beschrieben worden sind, sind insofern Gegenstand einer widerspruchreichen Diskussion geworden, als manche Autoren (HEITZ 1922; KASSMANN 1926) die Ansicht vorgetragen haben, daß bei niederen wie bei höheren Pflanzen jene Bisquitformen sich wieder abrunden können, so daß der Teilungsvorgang wieder rückgängig gemacht wird; REINHARD indessen (1933, 564), der ebenfalls in Dauerbeobachtungen Abrundung von Bisquitformen beobachtet hat, ist geneigt, eine solche Kontraktion als pathologischen Vorgang zu bewerten; er konnte sie nur dann beobachten, wenn Protoplasma und Plastiden irgendwelche Schädigungen erkennen ließen; „lagen die explantierten Gewebestückchen lange unter dem Deckglas, und trat Sauerstoffmangel ein, so konnte oftmals Abrundung beobachtet werden; gelang es aber, die schädigenden Wirkungen zu beheben, indem man z. B. Moosblättchen oder Farnprothallien auf feuchtes Fließpapier unter eine Glocke brachte, so ließen sich alsdann die zu ovalen Chloroplasten abgerundeten grünen Farbstoffträger zu neuen Teilungsschritten bewegen“.

BIEBL (1935) schließt sich auf Grund der an *Bryum capillare* gesammelten Erfahrungen REINHARDS Beurteilung an und macht ebenfalls für die Rückkehr der in Teilung begriffenen Chloroplasten zur gleichmäßig gerundeten Ruheform den Sauerstoffmangel und überhaupt die unter dem Deckglas wirksamen schädigenden Bedingungen verantwortlich. Auch unter normalen Bedingungen führt aber nach BIEBL nicht jede Bisquitform zu einer



a



b

Teilung; viele bleiben erhalten. Abb. 41 zeigt die Wirkung der α -Bestrahlung auf die Bisquitformen der Plastiden.

Das Wachstum, das der Teilung eines Plastiden vorausgeht, wird in erster Linie dadurch gekennzeichnet, daß es sich vorzugsweise oder ausschließlich in einer Richtung betätigt.

REINHARD (1933, 557) hat sich mit der Frage beschäftigt, ob die nach der Teilung vorliegenden Tochterplastiden dann, wenn sie sich zur nächsten Teilung anschicken, sich in derselben Richtung strecken, in der der Mutterplastid vor seiner Teilung sich gestreckt hatte, oder ob die der

Abb. 41.
Wirkung schädigender Faktoren auf die Teilungsstadien der Chloroplasten: *Bryum*.
a Unbestrahlte Blättchen;
b erstes Stadium der Strahlenwirkung (α -Strahlen; Polonium): Die Teilungsstadien der Plastiden sind verschwunden und durch einfache runde Formen ersetzt;
die in den Plastiden liegenden Stärkekörnchen sind deutlich sichtbar geworden. (Nach BIEBL.)

neuen Teilung vorangehende Streckung auch in irgendeiner anderen Richtung erfolgen kann. Der Prüfung der Frage stehen große Schwierigkeiten im Wege, da es bisher nur ausnahmsweise möglich geworden ist, mehrere einander folgende Teilungen der Plastiden unter dem Mikroskop zu verfolgen, und weil im allgemeinen keine Anhaltspunkte zu finden sind, etwaige Drehungen der Plastiden zuverlässig zu kontrollieren, die sich zwischen je zwei Teilungen vollziehen könnten (REINHARD).

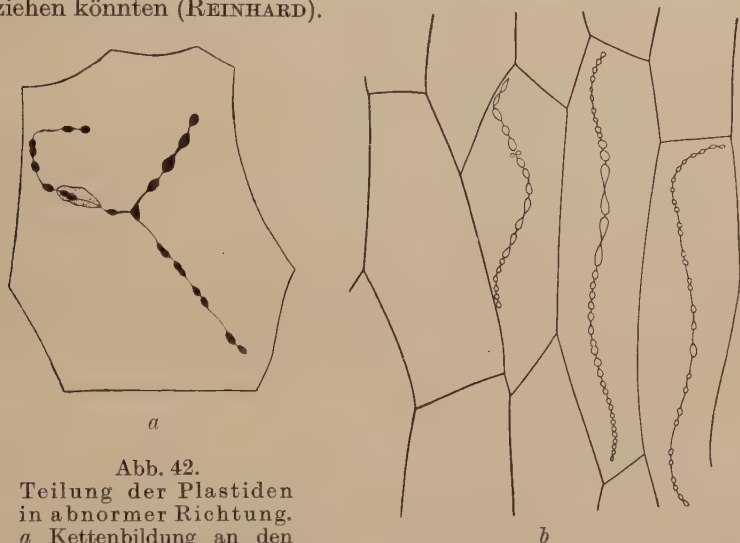


Abb. 42.

Teilung der Plastiden
in abnormer Richtung.
a Kettenbildung an den
Plastiden von *Selaginella*;

b Entwicklung eines Plastidenpaares
inmitten einer Plastidenkette.
(Nach REINHARD und KÜSTER.)

Eine Ausnahme machen die bereits erwähnten Plastidenketten von *Selaginella*. Das Zustandekommen dieser Verbände überzeugt uns davon, daß das Wachstum der Plastiden von *Selaginella* im allgemeinen immer in derselben Richtung vor sich geht; ob und inwieweit das für diese Gattung zuverlässig Erschlossene auch für die Plastiden anderer Pflanzen gilt, bleibt fraglich.

Für den Zellenpathologen bedeutungsvoll sind diejenigen Zellen, in welchen wir die Richtung des Wachstums der Plastiden auch bei *Selaginella* ausnahmsweise wechseln sehen, so daß die Plastidenketten sich verzweigen (Abb. 42a). Nach REINHARD sind derartige Anomalien an den Plastiden der innersten, an

den Interzellularraum des Leitbündels angrenzenden Parenchymzellen der Stengelrinde weit häufiger zu finden als in den Zellen der äußeren Rindenschichten. Die Seitenketten bestehen nach ihm meist nur aus einem oder aus zwei Gliedern; selten entstehen mehrere Seitenketten an einer Hauptkette. In demselben Sinne als Anomalien zu verzeichnen sind hier diejenigen Fälle, in welchen sich in einer Plastidenkette irgendwo ein Plastidenpaar entwickelt, dessen Auftreten uns erschließen läßt, daß einer der Plastiden der Kette sich in der Richtung senkrecht zur typischen Teilungsrichtung geteilt hat (vgl. Abb. 42b — vgl. KÜSTER 1935a, 270).

Verschiedenartige Teilungsanomalien lassen sich bei *Zygnema* beobachten. In den alternden Zentrifugenkulturen, von welchen schon früher die Rede war, fand ich wiederholt Fäden, in welchen Zelle für Zelle die Teilung der Plastiden unvollkommen geblieben war: die beiden Chloroplastenkörper jeder Zelle waren miteinander durch einen derben grünen Strang, in anderen Fällen durch eine zarte grüne Lamelle miteinander dauernd verbunden, deren Breite hinter der der Hauptkörper kaum zurückblieb, und deren Beschaffenheit der der früher (Abb. 26) beschriebenen segelartigen Bildungen entsprach.

Gar nicht selten trifft man in den Kulturen von *Zygnema* Fäden an, in welchen eine weitgehende Zersplitterung der Plastidensubstanz eingetreten ist; eine solche ist für dasselbe Objekt schon wiederholt beschrieben worden (vgl. SCHERRER 1915; KÜSTER 1916, 271; 1937a); bis 5 und 7 Stücke von Plastidensubstanz können statt der beiden normalen in einer Zelle liegen. Lediglich auf kapillare Kontraktion diese Vorgänge der Zerlegung zurückzuführen, geht wohl nicht an, solange die überzähligen Chloroplasten nicht gerundeten Formen zustreben, sondern sich mit zahlreichen Pseudopodien ausstatten (SCHERRER 1915, Taf. III; KÜSTER 1937a), also starker Ausbreitung sich fähig erweisen, durch die sie den Plastiden normaler Zellen ähnlich bleiben. Man vergleiche das oben Seite 24 über die akzessorischen Plastiden der *Zygnema*-Zellen Mitgeteilte. Die kleinen überzähligen Plastiden liegen oftmals der Außenwand an, auf der sie sich wie Amöben ausbreiten. Diese Expansions- und Gestaltungsvorgänge rechtfertigen es wohl, wenn ich die an *Zygnema* beobachteten Erscheinungen in dem der Plastidenteilung gewidmeten Kapitel behandle.

Hier möchte ich noch auffallender Beobachtungen gedenken, die ich an *Mesocarpus*-Fäden machen konnte, deren Zellen in künstlicher Kultur besonders lang geworden waren: die Plastiden hatten diesem Längenwachstum nicht folgen können und waren zerrissen (Abb. 40d); die Verbindung mit starkem Zellenwachstum, in der hier der Zerfall der Plastiden uns erscheint, veranlaßt mich, die Erscheinungen mit allem Vorbehalt den Beispielen für inäquale Teilung der Plastiden anzureihen.

5. Reduktion

Von Reduktion der Plastiden sprechen wir dann, wenn sie durch Substanzverlust abnorm werden.

Reduktionsvorgänge sieht man im Experiment unter abnormen Lebensbedingungen der verschiedensten Art sich abspielen und ganz ähnliche in alternden Zellen dem physiologischen Tode vorausgehen.

Indem wir über die Reduktion der Plastiden zu berichten uns anschicken, nähern wir uns dem Stoffgebiet, das ebensogut für unser zweites Kapitel aufgespart bleiben wie hier behandelt werden könnte — insofern, als wohl sehr oft Reduktion nicht nur Formveränderung und Größenabnahme bedeutet, sondern auch mit Strukturwechsel, zum mindesten mit Farbwechsel oder Entfärbung sich verbindet. Manche Autoren gehen so weit, zu vermuten, daß aus Plastiden auf dem Wege der Reduktion sogar Zellorgane anderer Art, Chondriosomen, werden können (vgl. KÜSTER 1935 a, 287), und daß bei dieser rückläufigen Verwandlung der Plastiden eine Art von Dedifferenzierung die Zellen verjüngt, in welchen sich diese Vorgänge abspielen (vgl. z. B. DUFRÉNOY 1936). In welchen Fällen diese Auffassung zutrifft, kann nur geprüft werden, wenn auch das gleichzeitige Schicksal der anderen lebendigen Zellenbestandteile und die weitere Entwicklung der Zellen ermittelt werden können.

Für viele niedere Organismen ist bekannt, daß Kulturen in organischen Nährlösungen ihre Plastiden zur Entfärbung und zum Schwinden ihrer Substanz bringen: ZUMSTEIN (1900) erreichte solche Reduktion bei *Euglena*, KARSTEN (1901) bei Diatomeen, DOFLEIN (1922) bei *Ochromonas* und *Chrysamoeba*; nach HEINZERLING (1908) läßt sich Ähnliches bei Diatomeen schon durch Kultur auf Mineralsalzagar erreichen. Nach LWOFF & DUSI (1935) können schließlich durch organische Ernährung eine irreversible

Reduktion der Chloroplasten und Apoplastidie zustande kommen (*Euglena Mesnili*). Reduktion in alternden Kulturen wird zuweilen an Siphoneen (*Codium*, *Bryopsis*) außerordentlich auffällig, wenn die Plastiden der ursprünglich grünen Schläuche zu überreich mit Stärke beladenen Leukoplasten werden.

Bei den höheren Pflanzen läßt sich Reduktion der Plastiden auf verschiedenen Wegen leicht erreichen — z. B. durch Lichtentzug und durch Verabfolgung von Giften.

In grünen Blättern, die man verdunkelt, werden die Chloroplasten klein und blaß; bei Belichtung kann ihre normale Beschaffenheit wieder hergestellt werden (KÜHLHORN 1904).

Bei *Funaria* vermochte KLEBS (1888) die Chloroplasten durch Behandlung mit Kaliumchromat (20—25% Rohrzucker + 0,05% monochromsaurer Kalium) zum Schwund zu bringen, so daß schließlich nur noch kleine Reste des Stromas und in ihnen ein Tropfen karotinroten Pigments übrigblieben; nach Beseitigung des Giftes können die Chloroplasten wieder hergestellt werden.

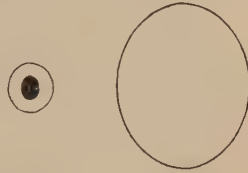
HABERLANDT (1902) zeigte, daß bei Kultur isolierter Assimilationszellen in künstlichen Nährlösungen die Chloroplasten immer kleiner und blasser werden; in den Zellen von *Eichhornia* betrifft die Reduktion nur diejenigen Chloroplasten, die keine Stärke enthalten; die stärkehaltigen bewahren zunächst noch ihr normales Aussehen. Unser Unvermögen, explantierte Zellen höherer Pflanzen in künstlichen Medien zur Entwicklung zu bringen oder auch nur längere Zeit am Leben zu erhalten, läßt die Frage offenbleiben, ob die von HABERLANDT beobachtete Form der Reduktion umkehrbar ist oder nicht.

Nichtumkehrbar sind unseres Wissens die Reduktionen, welche das herbstliche Vergilben der Chloroplasten begleiten oder ihm vorausgehen. Nach SACHS (1863) wird Volumenabnahme an den noch grünen Plastiden erkennbar. Die herbstliche Plastidenreduktion ist wiederholt (vgl. A. MEYER 1918b; MOLISCH 1918; ULLRICH 1924; SCHUMACHER 1929) untersucht worden. Bei *Tropaeolum* kann nach A. MEYER eine Volumenverminderung von 200 Einheiten auf 14 vor sich gehen. Für die Chloroplasten von *Pelargonium* stellte SCHUMACHER fest, daß auch auf sehr geringe Größe reduzierte Chloroplasten selbst dann, wenn sie dem Auge des Mikroskopikers gelb erscheinen, noch zur Photosynthese befähigt sind (vgl. Abb. 43); selbst Chloroplasten, die nur noch $\frac{1}{10}$ ihres ursprünglichen Volumens besaßen, konnten sich nach SCHU-

MACHER selbst dann noch mit Stärke reich beladen, wenn das Blatt makroskopisch betrachtet rein gelb erschien.

Reduktion der Chloroplasten tritt bei *Spirogyra setiformis* in den „sexuell nur gereizten“ Zellen ein, die bei der Kopulation der Fäden überzählig und untätig geblieben sind; die in den Plastiden reichlich gebildete Stärke löst sich wieder, die Plastiden werden schmal und gelblich, und die Zellen gehen oftmals zugrunde (CZURDA 1925).

Abb. 43. Reduktion der Chloroplasten: *Pelargonium*. Rechts normales, links stark reduziertes, mit Stärke ausgestattetes Chlorophyllkorn. (Nach SCHUMACHER.)



Ob in Fällen wie den zuletzt geschilderten ein Strukturwechsel im Spiele sein mag, wissen wir nicht. Das physiologische Verhalten, das SCHUMACHER für die reduzierten Plastiden nachgewiesen hat, läßt eine weitgehende Strukturänderung nicht wahrscheinlich werden.

Starke Reduktion der Plastiden erschwert oftmals das Studium ihrer Entwicklung in den Zellen der weißen Anteile panaschierter Sprosse, sowie ihres Schicksales in den verschiedenen Formen der Chlorose, die von den Vertretern der angewandten Botanik bereits oft beschrieben, von den Zytologen aber kaum beachtet worden sind. Die Beschreibungen, die für die Plastiden panaschierter Pflanzenarten gegeben worden sind, scheinen selbst über so grundlegende Fragen wie die, ob in den albikaten Teilen nur Volumenabnahme der Plastiden eintritt, oder ob diese völlig schwinden, nicht ohne Widersprüche sich zu äußern. Ich verweise hier auf die zusammenfassenden Bearbeitungen von SCHÜRHOFF (1924) und KÜSTER (1927b); ferner auf TIMPE (1900), ZIMMERMANN (1890, 1893), PANTANELLI (1905), KÜMLER (1922), HEIN (1926), ZIRKLE (1929), EYSTER (1929). Über die Reduktion der Chloroplasten bei einer Calcium-Chlorose haben sich zuletzt DUFRÉNOY & REED (1934) geäußert, über Reduktion der Plastiden nach Infektion BEAUVERIE (s. o.), PELLUET (1928) u. v. a.; wir kommen im letzten Paragraphen unseres 2. Kapitels auf diese Erscheinungen nochmals kurz zurück.

II. Kapitel

STRUKTURWECHSEL

Die pathologischen Veränderungen, welche die Struktur der Plastiden erfahren kann, betreffen entweder das Auftreten oder Ausbleiben so grober und leicht sichtbarer Einschlüsse, wie es Stärkekörner und Pyrenoide sind — oder sie betreffen das Stroma der Plastiden selbst: in diesem werden entweder Strukturen mikroskopisch sichtbar, die ihm unter normalen Umständen fehlen, oder wir schließen aus Veränderungen anderer Art, aus Änderungen des Aggregatzustandes, des Lichtbrechungsvermögens, der Färbung usw., auf submikroskopische Veränderungen ihrer Struktur.

Zweifellos sind Strukturwechselvorgänge, die die Plastiden unter anomalen Lebensbedingungen durchmachen, außerordentlich weit verbreitet als die Folgen der verschiedenartigsten Angriffe — und überdies untereinander sehr unterschiedlich; wir dürfen vorläufig leider über die Behandlung der größten Strukturwechselvorgänge kaum hinauszukommen hoffen.

Die Schwierigkeiten, welche einer eindringenden Erforschung der an Plastiden auftretenden Strukturwechselvorgänge im Wege stehen, sind zweierlei Art. Sie liegen zunächst darin, daß vorläufig nicht einmal die Voraussetzungen für eine befriedigende Behandlung der Strukturpathologie der Plastiden verwirklicht sind, solange noch die von den Zytologen vorgetragenen Meinungen über die Struktur der intakten lebenden*und funktionstüchtigen Plastiden so weit auseinandergehen. Wir können hier nur einige Auffassungen zu Worte kommen lassen, die in den letzten 5 oder 6 Jahrzehnten vorgetragen worden sind, dürfen aber die Urteile, mit welchen die Autoren Beiträge zur Kenntnis der normalen Plastiden zu bringen sich bemüht haben, schon deswegen hier nicht völlig übergehen, weil so manche offenbar von der Beobachtung der als pathologisch unerkannt gebliebenen Verände-

rungen der Plastiden ausgehen und auf Grund des an abnormen Plastiden Beobachteten sich ihr Urteil über die normalen bilden.

Zwei Lager stehen einander gegenüber. Das eine von beiden vereinigt diejenigen, die die Chloroplasten für homogen halten. Das taten zuerst wohl HOFMEISTER (1867) und BRIOSI (1873); diese Lehre vertraten später im Zeitalter der Kolloidphysik zuerst LIEBALDT (1913), PONOMAREW (1914) und LEPESCHKIN (1926), in neuester Zeit z. B. KÜSTER (1935a) und CHADEFAUD (1936); PRICE (1914) und GUILLIERMOND (1930) wiesen nach, daß im Dunkelfeld die Chloroplasten optisch leer erscheinen.

Im anderen Lager treffen sich diejenigen Autoren, nach deren Meinung die Chloroplasten heterogen sind, d. h. irgend eine Struktur aufweisen. Über die Art dieser Struktur gehen die Meinungen weit auseinander.

Nach der Granatheorie, die namentlich A. MEYER (1883; vgl. auch 1917a) verfochten hat, bestehen die Chlorophyllkörner aus einem farblosen, schwammähnlichen Stroma, in dem grün gefärbte Tropfen oder „Grana“ liegen; manche Autoren halten diese für fest, andere für flüssig. Ähnliche Auffassung vom Bau der Chlorophyllkörner hatte früher bereits SACHS (1862) vorgetragen; PRINGSHEIM (1881) beschreibt die Chlorophylltröpfchen, die nach Erwärmung der Zellen in Wasser sich in den Plastiden sammeln; später haben TSCHIRCH (1884), SCHIMPER (1885), BREDOW (1891), CHODAT (1891) u. a. sich in ähnlichen Sinne geäußert. DOUTRELIGNE (1935) findet im Stroma zahlreiche Granula oder Stäbchen, „des files plus ou moins longues de grains disposés en chapelet, et dont les éléments peuvent selon les conditions se séparer en granules indépendants ou confluer entre eux en tractus ou en bâtonnets“ (1935, 892).

Zuletzt haben noch MENKE (1934) und HUBERT (1935) Grana im Chloroplasten gefunden. WEIER (1936a) bildet für *Pellionia* neben granaführenden Chloroplasten solche ab, in welchen keine Grana zu erkennen sind (a. a. O. S. 33, vgl. auch 1936b).

Eine von HEITZ (1936) vorgetragene Lehre macht die Annahme, daß die von den Autoren beobachteten Grana nicht kugelig, sondern flach linsenförmig seien; hieraus gewinnt HEITZ Verständnis für gewisse streifige Strukturen, die man an abnormen Chloroplasten — wir werden später von ihnen noch zu sprechen haben — zuweilen wahrnehmen kann.

In neuester Zeit hat sich GEITLER (1937) in ähnlichem Sinne ausgesprochen.

Fibrilläre Struktur haben FROMMANN (1880), SCHMITZ (1884) und FR. SCHWARZ (1892) für die farbigen Plastiden angegeben.

WEIER (1931, 1932) findet in den Chloroplasten der Moose eine fädige Struktur; er spricht von einem Plastonema, das in der Grundsubstanz, dem Plastosoma, durch geeignete Färbungsmethoden sichtbar gemacht werden kann.

Zur Unterscheidung einer Rindenschicht und eines Innenkörpers kamen zuerst GOEPPERT & COHN (1849), nach deren Meinung das Chlorophyll in einer zentralen Vakuole der Chloroplasten zu suchen wäre. TIMIRIAZEFF (1903) meinte, daß das Pigment nur in einer dünnen Rindenschicht und hier in Form von Flecken aufträte. PRIESTLEY & IRVING (1907) finden das Pigment in Tropfenform eingelagert einer Rindenschicht der Chlorophyllkörner. Eine vakuolige Differenzierung nimmt ZIRKLE (1926) an; der Inhalt einer zentralen Vakuole stehe in Verbindung mit dem umgebenden Protoplasma durch zahlreiche Poren, die die Rindenschicht des Plastiden durchbrechen sollen. WIELER (1936) findet im Stroma eine „konzentrische Schicht von Hohlräumen“, die mit ätherischem Öl erfüllt sind; in diesem sei das Chlorophyll gelöst.

Die Lehre von einer farblosen Hülle der Chloroplasten (TSCHIRCH 1884) ist neuerdings von DOUTRELIGNE (1935) und WIELER (1936) wieder aufgenommen worden. Auf SENN's Lehre vom Peristromium kann ich hier nicht ausführlich eingehen (Literatur bei KÜSTER 1935a, 295).

Auf die widerspruchreiche Literatur, die den Fragen nach der Plastidenstruktur sich widmet, hier ausführlicher einzugehen, dürfen wir uns versagen.

Die Auffassung derer, welche nicht nur die farblosen, sondern auch die farbigen Plastiden für homogen halten, begründet sich auf der Feststellung, daß auch in kräftig gefärbten Plastiden, wie den Chloroplasten von *Spirogyra*, *Mesogerron*, von vielen Grünalgen, in den Plastiden der Rot- und Braunalgen und der Diatomeen nichts von einer Struktur oder einer anhomogenen Verteilung der Farbstoffe zu erkennen ist; diese sind vielmehr in submikroskopischer Dispersität in das Stroma eingelagert. Allerdings sehen wir namentlich bei den grünen Farbstoffträgern, daß unter dem Einfluß schädigender Angriffe nicht nur, sondern auch ohne solche beim Altern der Zelle der Farbstoff eine gröber disperse Verteilung annimmt: die im Stroma suspendierten Teilchen werden mikroskopisch wahrnehmbar. „Toute trace de structure, granuleuse ou fibrillaire — sagt CHADEFAUD (1936, 44) mit Bezug auf die Algenplastiden — indique un debut d'altération.“ „Im allgemeinen — sagt LIEBALDT (1913, 72) mit Bezug auf die Chloroplasten der höheren Pflanzen — scheint das normale Aussehen der Chloroplasten zu wechseln mit dem Alter der Blätter, dem Wassergehalt und vielleicht auch mit den Vegetationsbedingungen, etwa der Temperatur, der Belichtung, vor allem aber mit der Natur der Assimilationsprodukte. Chloroplasten, welche ölartige Substanzen als erstes mikroskopisch nachweis-

liches Assimilationsprodukt führen, haben oft ein mehr gekörntes oder fein tropfiges Aussehen“.

Auch für diejenigen Plastiden, die beim Altern früher oder später mit groben oder feinen Granis sich ausstatten, bleibt es unerwiesen, daß zwischen diesen ein farbloses Stroma läge; vielmehr dürfen wir annehmen, daß in diesem auch dann noch ein mehr oder minder beträchtlicher Anteil des grünen Pigments submikroskopisch verteilt und gelöst bleibt, wenn ölige Ausscheidungen im Stroma ausgefallen sind, in welchen der Farbstoff oder die Farbstoffe der Chloroplasten bevorzugt löslich sind wie LLOYD (1924) anzunehmen scheint (vgl. auch SHARP-JARETZKY 1936, 134).

HEITZ hat sich jüngst (1936b) sehr nachdrücklich für die Farblosigkeit des Stromas und die Beschränkung des Pigments auf die Grana eingesetzt; deutlich farblos erscheinen ihm die an manchen Chloroplasten deutlich sichtbaren Pseudopodien (s. o. S. 40), da die Einwanderung von Granis in diesen unterbleiben kann. Auch WEIER betont die Pigmentlosigkeit des Stromas (1933b).

Wo wir beim Altern ursprünglich klarer, später grobkörniger Plastiden die Grenze zwischen Normalem und Pathologischem zu ziehen haben, bleibt eine offene Frage.

Sehr zahlreiche Beobachter äußern sich übereinstimmend dahin, daß die farbigen Plastiden sehr empfindliche Gebilde seien. DOUTRELIGNE (1935) findet, daß nicht nur beim Erkranken oder Absterben, sondern auch im normalen Zellenleben schon während der mikroskopischen Beobachtung der Plastiden deren Struktur sich wandeln kann; LIEBALDT (1913) und andere Autoren legen Wert auf die Feststellung, daß Behandlung mit Wasser bereits Veränderungen an der Struktur der Plastiden hervorrufen kann, während andererseits MC ALLISTER (1927), GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL (1933) und andere Zytologen selbst bei Anwendung von Fixiermitteln die homogene Beschaffenheit der Plastiden erhalten bleiben sehen, solange schonende Methoden angewendet werden; HEITZ vollends (1936) findet, daß in vielen Fällen nicht nur fixierte Chloroplasten dieselbe Struktur und dieselbe Granaausstattung aufweisen, wie intakte lebende, sondern daß man selbst noch am Herbarmaterial über die normale Struktur der Chloroplasten sich informieren kann.

Die Autoren, deren Auffassungen wir oben kurz zu Worte kommen ließen, haben teils mit lebendigem, teils mit fixiertem und konserviertem Material gearbeitet und aus der Struktur der mit Alkohol und mit anderen Mitteln behandelten Plastiden auf die Beschaffenheit der lebendigen Organelle Rückschlüsse ziehen zu dürfen geglaubt. Unzweifelhaft haben indessen in sehr vielen Fällen den Autoren pathologisch veränderte und prä- oder postmortal entstandene Plastidenstrukturen vorgelegen; auf manche von diesen wird später noch zurückzukommen sein. —

Nicht geringere Schwierigkeiten als der zytomorphologischen Erforschung der abnormen Plastidenstruktur und der physikalischen Eigenschaften der strukturell veränderten Plastiden stehen der ätiologischen Erforschung der Strukturwechselvorgänge im Wege. Auf die Frage, unter welchen Bedingungen bestimmte Strukturwechselvorgänge sich abspielen, können wir vorläufig nur höchst unvollkommene Antworten geben. Zwar ist es uns möglich, durch bestimmte Abwandlung der Außenweltsbedingungen im Experiment eine Fülle von abnormen Strukturbildern zu erzielen; indessen bleibt unser experimentelles Arbeiten in sehr vielen Fällen insofern höchst unzuverlässig, als der ungleichmäßige Ausfall unserer Versuchsergebnisse auf Schritt und Tritt daran erinnert, welche große, ja entscheidende Rolle neben den von uns angewandten und uns wohl bekannten Außenweltsfaktoren irgendwelche inneren Bedingungen spielen, die wir nicht kennen, und die von einer Kultur zur anderen, von Individuum zu Individuum, von Zelle zu Zelle und selbst innerhalb einer Zelle einem für uns vorläufig noch unkontrollierbaren Wechsel unterworfen sind; so kann es uns andererseits auch nicht mehr überraschen, wenn auf die Einwirkung von Außenweltsbedingungen sehr ungleicher Art die Plastiden mit denselben Degenerationserscheinungen reagieren. Ein um die Pathologie der Plastiden besonders eifrig bemühter Zytologe, BEAUVERIE, vergleicht wiederholt die unter dem Einfluß parasitärer Infektion eintretenden Strukturveränderungen der Plastiden mit denjenigen, die sich im Experiment nach Anwendung anisotonischer Lösungen beobachten lassen, und sucht aus den uns wohl bekannten Versuchsbedingungen auf diejenigen Faktoren zu schließen, die nach Besiedelung durch Parasiten in den Zellen entscheidend wirksam werden, um auf diesem Wege die uns unbekannten Faktorenkomplexe aufzuklären, die nach der In-

fektion das Schicksal der Zellen bestimmen. Ich fürchte, daß solche Rückschlüsse gerade gegenüber den Strukturveränderungen der Plastiden noch verfrüht sind.

Die Schwierigkeiten, die vorläufig einer experimentellen Behandlung der an Plastiden wahrnehmbaren Strukturwechselvorgänge im Wege stehen, dürfen uns nicht davon abhalten, alle experimentellen Bemühungen mit allem Nachdruck fortzusetzen. Vielleicht sind die an Plastiden wahrnehmbaren wechselvollen Strukturänderungen, die sich unter veränderten Außenweltsbedingungen hervorrufen lassen, dazu geeignet, auf die inneren Bedingungen Licht zu werfen, welche in den Zellen herrschen, und uns über die Unterschiede aufzuklären, die selbst in benachbarten Zellen und sogar in Teilen einer und derselben Zelle hinsichtlich jener Bedingungen verwirklicht sind, und auf die wir nicht aufmerksam werden können, solange wir uns auf die Beobachtung normaler und ungestört lebender Plastiden beschränken. BEAUVÉRIE (1921), dessen Studien ich soeben zu gedenken hatte, macht einmal darauf aufmerksam, daß nach Behandlung mit schädigenden Mitteln Unterschiede in der Beschaffenheit der Plastiden wahrnehmbar werden können, indem diese den angreifenden Mitteln gegenüber ein ungleiches Maß von Widerstandsfähigkeit erkennen lassen.

Wir werden nicht unterlassen, bei Beschreibung der von uns experimentell erzielten Struktur-anomalien auf den nachfolgenden Seiten mitzuteilen, unter welchen Bedingungen sie zur Beobachtung kamen; diese Mitteilungen dürfen aber weder durchweg dahin verstanden werden, daß die beschriebenen Struktur-anomalien nach Anwendung der genannten Außenweltsbedingungen stets und ständig zur Beobachtung kämen, — noch soll mit ihnen gesagt werden, daß jene Strukturen ausschließlich unter den genannten, niemals unter anders gearteten Bedingungen auftreten. So ist vielen unserer ätiologischen Angaben sowie den zahlreicher früherer Autoren nur der bescheidene Wert anspruchsloser Bausteine zu einer Ätiologie der anomalen Plastidenstrukturen beizumessen.

Zur Erkenntnis der submikroskopischen Strukturen der Plastiden unter Verwendung besonderer optischer Hilfsmittel vorzudringen, ist bisher nur mit geringem Erfolg versucht worden. Zwar ist in den letzten Jahren wiederholt festgestellt worden, daß die Plastiden optisch anisotrop sind (*Spirogyra*, *Mesocarpus*, *Closte-*

rium, *Anthoceros*, *Selaginella*, *Polygonatum* u. v. a. — vgl. KÜSTER 1933, 1934, 1935, 1937 c; MENKE 1934 a, b; WEBER 1936 a, b; 1937). Zuverlässige Einsichten in die Feinstruktur der Plastiden haben sich aber auf diesem Wege erst in bescheidenem Maße gewinnen lassen.

Nach MENKE sind es die Grana, die zwischen gekreuzten Nikols aufleuchten. HEITZ (1936) vermutet, daß die Chlorophyllscheibchen optisch anisotrop seien. Ich selbst konnte mich nicht dazu entschließen (1934), die Grana als den Sitz der Doppelbrechung anzusprechen, da ich an meinen Objekten zwar starke Doppelbrechung wahrzunehmen, aber keine Grana zu unterscheiden vermochte.

Die optischen Eigenschaften pathologisch veränderter Chloroplasten sind seit SCARTH (1924) wiederholt untersucht worden (vgl. z. B. MENKE 1934 b, KÜSTER 1937 c).

1. Stärke, Pyrenoide

Die sinnfälligsten pathologischen Veränderungen, welche die Plastiden durch ihre Stärkeeinschlüsse erfahren, und welche diese selbst aufweisen können, liegen uns bei Überproduktion von Stärke und allzu reichlicher Belastung der Plastiden mit solcher vor: die Plastiden werden zu abnorm großen, unregelmäßig gestalteten Gebilden aufgetrieben. Mit der Form der Plastiden kann sich die Art der Störkeeinlagerung und Störkeverteilung wesentlich ändern.



Abb. 44. Störkeeinschlüsse in einem abnorm verlängerten Plastiden (Länge ca. 33 μ): *Bryopsis*.

Sehr mannigfaltige Anomalien liefert auch für den uns hier beschäftigten Kreis von Erscheinungen die leicht kultivierbare *Bryopsis*. Schläuche, deren Plastiden in der oben

(S. 15) beschriebenen Weise übermäßig lang geworden sind, zeigen zuweilen in ihrem Inneren eine lange Reihe von Störkeeinschlüssen — man vergleiche Abb. 44; in dem dargestellten Plastiden sind zwei Pyrenoide sichtbar und um und neben diesen zahlreiche Störkekörnchen, deren Form und Größe insofern zur Form des Plastiden Beziehungen erkennen lassen, als die kleinsten den verschmälerten Enden der Plastiden genähert liegen, so daß die Form der Störkekorngruppe im wesentlichen die des Plastiden

wiederholt. Wie die normalen bekommen auch diese abnorm gestalteten und abnorm belasteten Plastiden einen deutlichen Zonenbau dadurch, daß eine periphere, bei dem dargestellten ungefähr $2,5\text{--}3\ \mu$ breite Randzone stärkefrei bleibt.

Die Chloroplasten von *Bryopsis* eignen sich vortrefflich zum Studium aller Stufen abnorm gesteigerter Stärkebelastung der Plastiden. In alternden Kulturen begegnen dem Beobachter Plastiden, die schließlich kaum noch ein grünes Stroma erkennen lassen und einem Konglomerat selbständiger oder zu einem Klumpen vereinigter Stärkekörnchen gleichen; es kann nicht zweifelhaft sein, daß Zellen mit solcher starken Stärkebelastung noch lange leben; oftmals sind sie freilich so gut wie pigmentfrei, zugleich auch sehr protoplasmaarm geworden; nicht selten ist indessen in ihnen noch Protoplasmaströmung deutlich zu erkennen. Von einer Schichtung der Plastiden und von einer Aussparung einer stärkefreien, ansehnlich breiten Rindenschicht ist bei so starker Stärkehäufung, wie sie in Abb. 45 dargestellt ist, nichts mehr wahrzunehmen.



Abb. 45. Gesteigerte
Stärkehäufung
in Plastiden: *Bryopsis*.

In *Spirogyra*-Fäden, die während der Wintermonate besonders stärke-reich geworden sind, legt sich um jedes Pyrenoid der Chloroplasten eine englumige, dickwandige Stärkehohlkugel mit warziger Oberfläche; zuweilen zeigen die Stärkekugeln grobe Schichtung, in anderen Fällen entstehen statt ihrer unregelmäßige, keulenartige Gebilde (Abb. 46); die meisten der Stärkemassen sind in der Richtung des Schraubenbandes mehr oder weniger gestreckt.

Ähnliche abnorm gestaltete Stärkeanhäufungen sind auch für die Zellen und Plastiden der höheren Pflanzen bekannt. Absonderliche Formen hat namentlich VÖCHTING beschrieben (1900); in den experimentell erzeugten Blattknollen von *Oxalis crassicaulis* liegen an Stelle der schlanken normalen Stärkekörner (Abb. 47 oben) große unregelmäßig gebuckelte und gehörnte Gebilde (Abb. 47 unten).

Abnorme Stärkeanhäufung als Folge der Störungen des Mineralstoffwechsels ist seit den 60er Jahren (vgl. z. B. NOBBE 1865; SCHIMPER 1889; FRANK 1895, 288) wiederholt beschrieben worden; auch als Folge des Etiolements, parasitärer Infektion und anderer Störungen ist sie bekannt. Auf die Angaben der Autoren hier näher einzugehen, dürfte sich erübrigen, da von ihnen bei Feststellung der abnormen Stärkebelastung dem Schicksal der Plastiden kaum Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Über die Plastiden der Stoffwechselkrankheit des „mottled leaf“ von *Citrus* sagen REED & DUFRÉNOY (1935a, 116): „Plastids showing fatty degeneration at one end frequently contain thin starch grains toward the other end“.

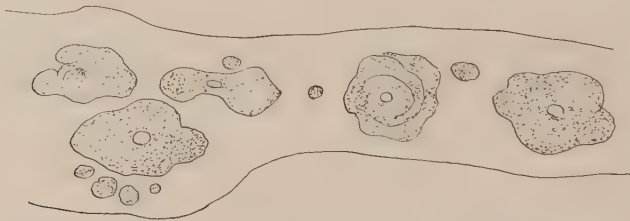


Abb. 46. Bildung von Stärkemassivs um die Pyrenoide einer im Winterzustand befindlichen *Spirogyra*.

Wie durch ihre Anhäufung kann die Stärke vielleicht auch bei ihrem Verschwinden den Plastiden abnorme Strukturen aufnötigen. Bei Untersuchung der Chloroplasten bei *Bryopsis* sind mir wiederholt solche aufgefallen, die sich zu Kugeln kontrahiert hatten und außerordentlich deutlich die schon von früheren Autoren für intakte Plastiden angenommene Differenzierung einer Rindenschicht und einer inneren Masse erkennen ließen: im Inneren war eine schlierenartige Struktur erkennbar, die, wie ich glaube, mit Vakuolenbildung nichts zu tun hatte, und die möglicherweise durch Lösung der früher hier liegenden Stärkeeinschlüsse, vielleicht auch durch das Schwinden des Pyrenoids zustande kommt. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, dieser hier angedeuteten Frage näher zu treten; ihre Klärung hätte deswegen besonderes Interesse gehabt, weil, wie bekannt, Lösung und Beseitigung der Stärkeeinschlüsse an normalen Chloroplasten keinerlei Strukturen hinterlassen (KÜSTER 1911; A. MEYER 1926).

Die in pathologisch veränderten Plastiden liegende Stärke verdient noch weiterhin in mehr als einer Beziehung die Auf-

merksamkeit des Zytopathologen. Es kann bei der Durchsicht abnormer Plastiden — großer Algenplastiden wie der kleinen Chlorophyllkörner der höheren Pflanzen — nicht entgehen, daß die in ihnen liegenden Stärkekörnchen auch bei noch bescheidenen degenerativen Veränderungen des Plastidenstromas deutlich sichtbar werden können, auch wenn sie vorher kaum wahrnehmbar waren (vgl. oben Abb. 41). Über die strukturellen Veränderungen des Plastidenstromas, welche diese Erscheinungen bewirken, wissen wir noch nichts.



Abb. 47. Abnorme Stärkekornformen aus den experimentell erzeugten Blattknollen von *Oxalis crassicaulis*; oben drei Körner aus normalen Zellen. (Nach VÖCHTING.)

HEITZ (1936a, b 161) nimmt an, daß unter anomalen Bedingungen die in kontrahierten Chloroplasten liegenden Stärkekörnchen sich wenden können, so daß sie dem Beschauer sich in Kantenstellung zeigen.

Ferner ist zu bemerken, daß der Grad der Stärkebelastung auf das Schicksal der unter abnorme Bedingungen geratenen Plastiden oftmals nicht geringen Einfluß zu haben scheint. Eine große Reihe von Beobachtungen, die ich an den Plastiden der

Konjugaten gesammelt habe, veranlaßt mich, den Unterschied stärkereicher und stärkearmer Plastiden in ihrem Verhalten unter abnormen Bedingungen zur eingehenden Untersuchung zu empfehlen.

WEIER (1933 c) stellt sich vor, daß die Plastiden von *Anthoceros* Gruppen von Bläschen darstellen, jede „vesicle“ sei ein Stärkekorn, das von einer eigenen Masse von stärkeaufbauendem chlorophyllimprägniertem Zytoplasma umgeben ist. Inwieweit die Strukturen, die dem Genannten vorgelegen haben, pathologisch zu nennen sind, muß unentschieden bleiben. —

Abnorm kann die Struktur, die viele Plastiden durch Entwicklung von Pyrenoiden bekommen, schon durch die Verteilung der letzteren im Stroma werden.

Es ist bekannt, daß der Abstand der in den Schraubensäulen von *Spirogyra* liegenden Pyrenoide ebenso wie der von *Mesocarpus*, *Closterium* usw. innerhalb enger Grenzen schwankt. Ein Beispiel dafür, daß das Verhältnis zwischen Pyrenoid- und Plastidenmasse durch abnorme Umstände stark verändert werden kann, habe ich an *Bryopsis* kennengelernt, deren Plastiden in alternden Kulturen abnorm lang werden, wie wir schon früher hörten, und zuweilen mit Pyrenoiden ausgestattet erscheinen, die erstaunlich großen Abstand voneinander haben; als größten konnte ich $72\ \mu$ feststellen, und noch größer kann der Abstand des letzten der zu einer Reihe geordneten Pyrenoide von der Spitze des Plastiden werden. Eine Plastidenstrecke von $72\ \mu$ bedeutet aber ungefähr das Zehnfache der normalen Plastidenlänge (vgl. KÜSTER 1927 a, 73). Wir wissen nicht, welcher Art die korrelativen Beziehungen sind, die zwischen Pyrenoiden und Plastidenstroma bestehen, dürfen aber aus den mitgeteilten Massen folgern, daß auch bei sehr geringer Dichtigkeit der Pyrenoid-einlagerung die Masse der Plastiden funktionsfähig bleibt.

Die überlangen Plastiden von *Bryopsis* zeigen ihre Pyrenoide nicht immer in abnorm großen Abständen, sondern gelegentlich auch einander dicht genähert. — Von der abnormen Anordnung, welche die Pyrenoide in abnorm geformten Plastiden von *Spirogyra* aufweisen können, haben wir oben bereits mit Abb. 24 Auskunft gegeben.

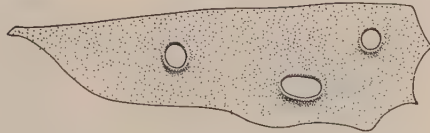
Reduktion und Zerfall der Pyrenoide wird in Kulturen beobachtet, die reich an Pepsin und anderen organischen Stoffen sind (*Spirogyra*, *Bryopsis*).

Der näheren Prüfung bedarf die Frage, unter welchen Bedingungen die Pyrenoide sich entstärken und schwer sichtbar werden, aber doch erhalten bleiben; wir wissen nicht, ob die Beziehungen stark reduzierter Pyrenoide zur Stärkebildung wieder die normalen werden können; ebenso wenig scheint geprüft worden zu sein, ob und unter welchen Bedingungen stark reduzierte Pyrenoide wieder in Aussehen und Größe normal werden können.

KURSSANOW (1912) beschreibt das Schicksal der Pyrenoide der männlichen Gameten von *Zygnema*: sie zerfallen nach der Fusion der Protoplasten.

An den Plastiden von *Bryopsis* fiel mir bei Durchmusterung alternder Kulturen zuweilen Foramenbildung auf. In den unregelmäßig gestalteten Plastiden waren einzeln oder zu mehreren runde oder ovale Löcher wahrzunehmen, um die sich die Plastiden-

Abb. 48. Lochbildung
an Plastiden
(durch Ausbrechen der
Pyrenoide?): *Bryopsis*.



substanz zu einem ringförmigen Wulst verdickt hatte (Abb. 48). Solche Plastiden waren pyrenoidlos; sie gewährten indessen den Eindruck, als ob ihre Pyrenoide herausgebrochen wären. Ich beobachtete Fäden, in welchen 3% aller Plastiden durchlocht waren.

Die Plastiden mancher Algen können unter Umständen ihre Fähigkeit, sich mit Pyrenoiden auszustatten oder mit solchen ausgestattet zu bleiben, völlig verlieren. Bekannt ist ein von WISSELINGH (1920) beschriebener Fall: ihm fiel in einer Kultur von *Spirogyra setiformis* ein Faden auf, dessen Zellen neben normalen je einen pyrenoidfreien, Stromastärke enthaltenden Chromatophoren enthielten; offenbar vererbte sich bei jeder Zellteilung das Merkmal des Pyrenoidmangels auf die Teilungsprodukte eines durch „Mutation“ pyrenoidlos gewordenen Plastiden.

Daß bei künstlicher Kultur die Plastiden durch eine „regressive Mutation“ ihre Fähigkeit zur Entwicklung von Pyrenoiden verlieren können, ist schon mehrfach beobachtet worden — von P.-A. DANGEARD (1933) für *Scenedesmus acutus*, von HEINZERLING (1908) für Diatomeen usw.

In den Plastiden von *Anthoceros* schwinden nach Mc ALISTER (1927) in den Sporenmutterzellen die Pyrenoide unter Entwicklung einer Vakuole.

2. Agglutination

Den Begriff der Agglutination hat namentlich LIEBALDT (1913, 77) für die Plastidenforschung nutzbar gemacht. Trotz den Bedenken, welche gegen die Anwendung des Terminus bei der Behandlung unseres Themas vielleicht ins Feld geführt werden könnten, will ich mich im folgenden seiner bedienen



Abb. 49. Agglutination: *a* Chloroplasten von *Vallisneria* nach 24stündiger Behandlung mit 5% Äthylalkohol; sie haben sternähnliche Gestalt angenommen und Verbindungsstränge zwischeneinander entwickelt; *b* Querschnitt durch einige Palisadenzellen von *Viola tricolor*; die Lumina sind von verquollenen Plastiden erfüllt, die eine schaumige Masse bilden. (Nach LIEBALDT.)

und mit LIEBALDT als Agglutination der Plastiden alle diejenigen pathologischen Erscheinungen zusammenfassen, die zu einer Verklebung der Plastiden führen und bei weitgehender Veränderung schließlich die Plastidensubstanz oder einen großen Teil von ihr in eine schlierige Masse verwandeln¹⁾. Die Verklebung setzt eine Veränderung der Oberfläche der Plastiden voraus;

¹⁾ Manche Autoren (vgl. z. B. BIEDERMANN 1918, 573, 593) sprechen von Agglutination der Chloroplasten dann, wenn diese zu systrophischen Häufungen zusammengeführt werden,

LIEBALDT hat wohl mit der Annahme recht, daß es sich dabei in erster Linie um Quellungsvorgänge handelt, welche zum mindesten die oberflächlichen Teile der Plastiden erfahren; wir sehen unter dem Einflusse der verschiedensten Agentien — LIEBALDT untersuchte vornehmlich die Wirkungen oberflächenaktiver Stoffe auf die Plastiden — die letzteren ihre Umrisse unregelmäßig verändern; die Plastiden werden eckig, bilden Spitzen und Fortsätze aus und gewinnen ein sternförmiges Aussehen (Abb. 49a) und können an den Spitzen miteinander verkleben und zusammenfließen; indem die Plastiden ihre Form schließlich ganz und gar verlieren, entsteht eine schlierig in der Zelle sich verbreitende Masse, die das ganze Lumen wie mit einem grünen Schaum erfüllen kann (Abb. 49b).

Der Grad der Wirkungen wechselt mit der Qualität und Widerstandsfähigkeit der Zellen und der Plastiden und mit der

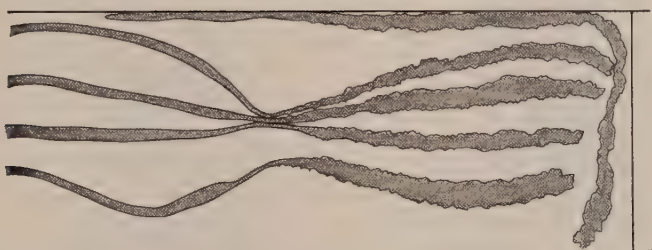


Abb. 50. Agglutination: *Spirogyra*. Die Veränderung der Plastiden beschränkt sich nur auf einen Abschnitt der Zelle; im übrigen sind die Plastidenformen noch normal.

Heftigkeit der sie treffenden Angriffe; nicht minder wechselt in hohem Maße die Schnelligkeit, mit der die Agglutination der Plastiden fortschreitet, und völlige Zerstörung der Plastiden erreicht wird.

Hervorragend geeignet zum Studium aller Phasen der Agglutination sind wiederum die Plastiden der Konjugaten, besonders die der *Spirogyra*-Zellen.

Abb. 50 zeigt einen Teil einer *Spirogyra*-Zelle, in der mehrere Plastiden durch schonende Deplasmolyse zur Agglutination gebracht sind: an einem Pol der Zelle sind die Schraubenbänder und namentlich ihre gezackten Ränder als normal noch leicht zu erkennen; im anderen Teil der Zelle haben die Bänder sich

bereits zu ganzrandigen oder unregelmäßig gefransten Streifen verwandelt; sie beginnen ein schlieriges Aussehen anzunehmen, ihr Grün ist auffallend klar.

Gerade um des Umstandes willen, daß man an den angeführten *Spirogyra*-Fäden so deutlich den Fortschritt der Agglutination in der Längsrichtung der Zelle verfolgen kann, darf ich vielleicht hier der Zerfallerscheinungen gedenken, die nach LEWIS (1925, 353) sich an den Plastiden der männlichen Gameten

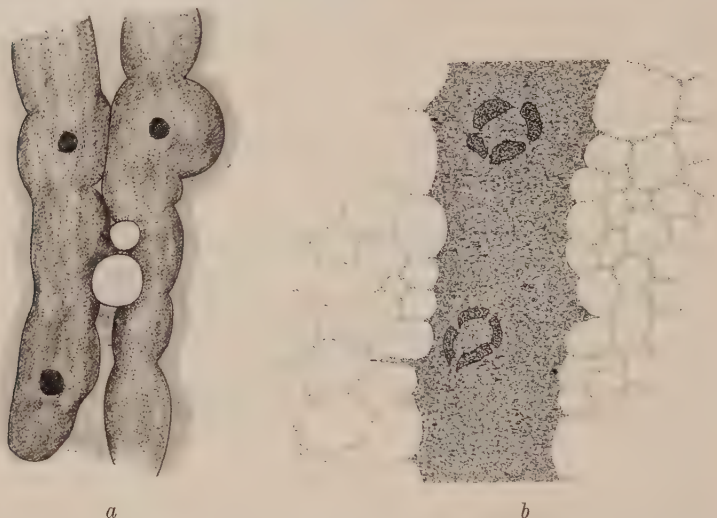
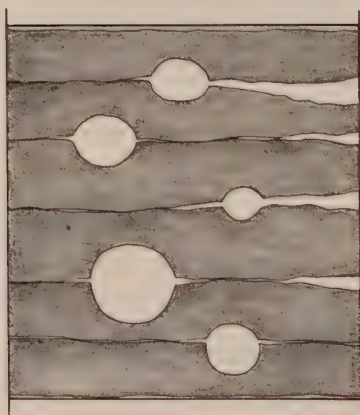


Abb. 51. Agglutination und Deformation der Plastiden von *Spirogyra* durch Vakuolen des Protoplasmas; Wirkungen schwacher Deplasmolyse.

a Bildung einzelner Vakuolen zwischen zwei Schraubenbändern; *b* das Protoplasma nötigt den Chloroplasten einen zackigen Rand auf; stellenweise schiebt sich die Substanz der Chlorophyllbänder fächerartig zwischen zwei Vakuolen des Protoplasmas vor; *c* Entwicklung weniger, besonders großer Vakuolen im Protoplasma, die astlochartige Perforationen dem Plastidenbelag beibringen.



c

von *Temnogyra* abspielen; an ihnen sah der genannte Forscher eine physiologische Desintegration an einem Ende der Zelle beginnen — und zwar in der Nähe des Kopulationsschlauches — und schließlich über die ganze lebende und funktionstüchtige Zelle sich ausbreiten.

Soweit sich nach Mitteilungen und Abbildungen der Autoren beurteilen läßt, sind die Anzeichen, unter welchen die Chloroplasten der männlichen Gameten der Konjugaten zugrunde gehen, nicht immer die gleichen — eine Mannigfaltigkeit, die



Abb. 52. Agglutination nach UV. Bestrahlung: *Spirogyra*.
(Nach GILLES.)

nach den mit experimentell gewonnenen Degenerationerscheinungen gesammelten Erfahrungen nicht mehr überraschen kann; sie wird es verständlich machen, wenn wir auch noch an anderen Orten unserer Darstellung auf dieselben Zellenarten und das Schicksal ihrer Plastiden zurückzukommen haben werden.

In welchem Sinne sich bei den Agglutinationsveränderungen die physikalische Beschaffenheit der Schraubenbänder verändert, geht vielleicht besonders deutlich aus denjenigen Fällen hervor, in welchen sich neben den Chloroplasten Vakuolen bilden, und durch diese die Form der Plastiden modelliert wird. Abb. 51a zeigt das Stück einer Zelle, in der das zwischen den Schraubenbändern sichtbare Protoplasma sich stark vakuolisiert hat; die

Vakuolen deformieren zackig den Rand der Schraubenbänder — das eine Mal sieht man jene nur stellenweise dem Rand der Plastiden einige Konkavitäten aufnötigen; das andere Mal sind die Plastidenränder durchweg zackig gekerbt, oder wir sehen sogar ihre Substanz wie mit langen Pseudopodien zwischen benachbarten Vakuolen weit vordringen (Abb. 51b).

Zuweilen entstehen die Vakuolen ausschließlich unmittelbar an dem Rande der Plastiden, während die übrigen Anteile des Plasmabelages noch unverändert bleiben. Was für sonderbare Formen den Plastiden dadurch aufgenötigt werden können, daß nur eine geringe Zahl von ansehnlich großen Vakuolen sie nach ihrer Agglutination deformiert, mag Abb. 51c veranschaulichen.

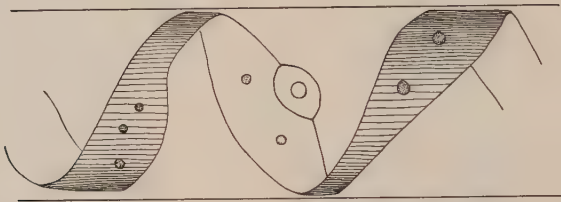


Abb. 53. Agglutination. Der Rand des Plastiden wird (30 Min. in 1% Chloralhydrat) durch den Kern, der sich ihm angelegt hat, deformiert: *Spirogyra*.

Ganz ähnliche Bilder haben GILLES (1935) vorgelegen, der *Spirogyra*-Zellen mit U. V.-Strahlen behandelte und die Plastiden in „stades hiéroglyphiques“ treten sah (Abb. 52).

In anderen Fällen kommt der Zellkern neben die Plastiden zu liegen und deformiert diese in derselben Weise, wie es in den soeben erläuterten die Vakuolen tun (vgl. Abb. 53).

Diese und andere Erscheinungen sind dahin zu deuten, daß die Zähigkeit der Plastidensubstanz erheblich sinkt. Bei der Beurteilung der physikalischen Eigenschaften der normalen und pathologisch veränderten Plastiden sind die soeben beschriebenen Wirkungen der Vakuolen auf die Plastiden von Bedeutung; ich habe Zellen von gleichem Material beobachtet, bei welchen das Protoplasma sich vakuolisiert hat, zwischen den Schraubengängen sich Zellsaftblasen entwickelt haben, diese aber nicht zur Kugelform kommen und die Plastiden nicht deformieren, sondern ihrerseits durch die benachbarten Schraubenbänder in

ellipsoid-ähnliche Formen gepreßt werden, so daß der Abstand der Schraubenbänder einer kurzen Achse des Vakuolenellipsoids entspricht. Vielleicht gibt die Feststellung des Augenblicks, in dem die Vakuolen durch die Plastiden nicht mehr gehindert werden, Kugelform anzunehmen, uns Aufschluß über den Beginn der Agglutination oder bestimmter Phasen der letzteren.

Noch an einem zweiten Beispiel möchte ich die Beziehungen zwischen Plastiden und Vakuolenform erläutern. Bei *Vaucheria* ist die Vakuolisierung des Protoplasmas z. B. nach Behandlung mit Äthylalkohol sehr stark, nicht minder die agglutinative Desorganisation der Chloroplasten, die ihre Form völlig aufgeben und ihre Substanz lamellenartig zwischen die Saftbläschen des Protoplasmas vordringen lassen (Abb. 54a). Überraschende Bilder liefern oftmals isolierte Kugeln des *Vaucheria*-Protoplasmas, die sich stark vakuolisieren und zwischen den Vakuolen die Chloroplastensubstanz in wechselnder Gestalt erscheinen lassen (Abb. 54b).

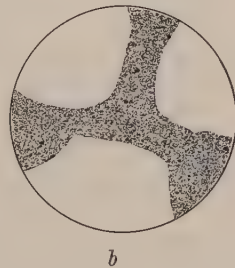
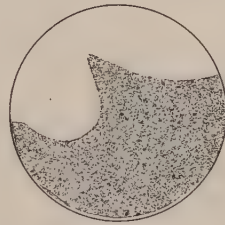
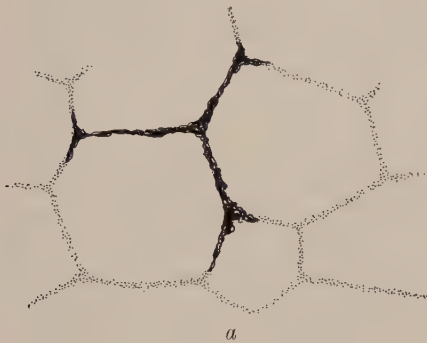


Abb. 54. Agglutination: Lamellenartige Entwicklung degenerierter Plastidensubstanz im Schaum des Protoplasmas: *Vaucheria* nach 20 Minuten 10% Alkohol, rechts zwei isolierte vakuolige Plasmakugeln mit Chloroplastensubstanz.

An *Bryopsis* sah LEPESCHKIN (1926) Agglutination bei Berührung der Plastiden mit Wasser eintreten. Seinen Mitteilungen ist zu entnehmen, daß jugendliche Plastiden leichter der Agglutination anheimfallen als ältere.

Vielleicht sind auch die von FAULL (1935) beschriebenen Veränderungen, welche die Plastiden „after maturity“ in Blüten-

epidermen sowie in den Oberflächenzellen der Wurzeln (*Iris*) erfahren, auf Agglutination zurückzuführen (vgl. Abb. 55). FAULL führt die Formveränderungen der Plastiden auf eine „increasing fluidity“ zurück. Wie wir früher schon für andere Objekte hörten, werden nach FAULL auch bei *Iris* die Plastiden von Plasmaströmungen stark deformiert, in die Länge gezogen und zu Schlingen geformt; „in some cases the attenuated portions are bent back upon the rest of the plastid so as to include a small amount of protoplasm“. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß normale Plastiden solcher Veränderungen fähig seien.

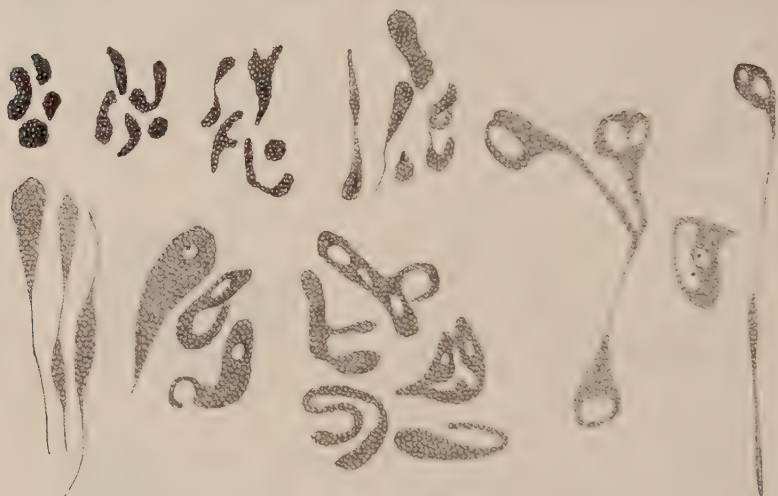


Abb. 55. Verflüssigte deformierte Plastiden; Wurzelspitze: *Iris*.
(Nach FAULL.)

Daß SCHAARSCHMIDT (1880) durch Agglutinationsformen sich zu der Meinung hat bringen lassen, die Chlorophyllkörner seien mit Zilien besetzt, wäre wohl nicht unmöglich. —

Wir wenden uns zur Behandlung derjenigen Symptome der Agglutination, die das Verhältnis benachbarter Plastiden zueinander betreffen. Wie wir bereits hörten, sind die Plastiden bei Agglutination imstande, miteinander zu verkleben, zu fusionieren, schließlich unter Verlust ihrer Form zusammenzufießen. In vielen anderen Fällen kommt es nur zu einer lockeren Verklebung der Plastiden, und gerade am besten kommt die ursprüngliche Bedeutung des Terminus der Agglutination bei denjenigen Sym-

ptomen zu ihrem Recht, welche uns die Plastiden zu Gruppen vereinigt zeigen; die Form der letzteren wechselt, indem sie von den anderen Bestandteilen der Zelle bestimmt und beeinflusst wird; die Verbindung der Chloroplasten untereinander ist bald fest, bald locker; schließlich verschwinden die Grenzen zwischen den einzelnen Stücken ganz.

Die Faktoren, durch die man die Plastiden zur Agglutination bringen kann, sind sehr verschieden.

LIEBALDT beobachtete sie in verschiedenen Alkoholen; die Konzentrationsgrenzen, bei welchen bestimmte Reaktionen der Plastiden erfolgen, lassen sich nicht mit der wünschenswerten Schärfe feststellen — in Methylalkohol treten sie bei 20—30%, in Äthylalkohol bei etwa 20%, in Propylalkohol ungefähr bei 7,5% ein.

Sehr schöne und mannigfaltig abgestufte Agglutinationsbilder erhielt ich an *Spirogyra* oftmals durch Plasmolyse ($n/4$ oder $n/2$ KNO_3). Schon an mäßig langen Zellen gelingt es, die fortschreitende Verflüssigung der Plastiden, die die Voraussetzung zu den Erscheinungen der Agglutination zu sein scheint, von einem Schraubenumgang zum nächsten fortschreiten zu sehen. Sie werden schließlich zu schlierigen Streifen, fließen miteinander zusammen oder bilden, die ganze Breite der Zellen in Anspruch nehmend, klare grüne Lamellen.

Fusion von Plastiden, die als Agglutinationsphänomen aufzufassen ist, beobachtete TSCHIRCH (1883) nach dem „Homogenwerden der Körner durch Zusammenfallen des Plasmawalles“, als welchen TSCHIRCH das Stroma der Plastiden bezeichnet.

Am besten wird uns auch hierüber *Spirogyra* wieder belehren.

Zu derselben Zeit, zu der sich die oben (Abb. 51) beschriebenen Spitzen und Zacken bilden, beginnen oftmals bereits Fusion benachbarter Schraubensäulen und ihr schlieriges Zusammenfließen.

Abb. 56 zeigt Stücke von zwei Schraubensäulen, die an zwei Stellen mit sehr schmalen Brücken — ganz anders, als wir es oben (Abb. 38) zu beschreiben gehabt haben — miteinander fusionieren.

Die Vakuolenbildung bereitet eine Umwandlung des Chloroplastenbildes zu einem komplizierten Netzwerk der Plastidensubstanz vor; bei Schlierenbildung geht auch diese Konfiguration wieder verloren.

Durch Plasmolyse kann man sich davon überzeugen, daß das Protoplasma auch nach starker Deformation der Chloroplasten noch lebendig ist.

Die Fusionsvorgänge und Verklebungen der Chloroplasten beschränken sich aber nicht immer auf einzelne pseudopodien-



Abb. 56.
Agglutination
und Fusion: zwei
Chloroplasten durch
schmale Brücken
miteinander ver-
bunden: *Spirogyra*.

ähnliche Fortsätze, sondern die Schraubens-
bänder der *Spirogyra* können mit langen
Strecken ihrer Breitseiten miteinander ver-
kleben. In sehr vielen Fällen werden wir die
Vereinigung der *Spirogyra*-Schraubensbänder zu
Paaren als frühes Merkmal der Agglutination
werten dürfen. Auffallende Bilder kommen
zustande, wenn auf weite Fadenstrecken alle
Zellen ihre Chloroplasten zu je zweien zu-
sammenlegen, an anderen Fäden vorzugsweise
oder ausschließlich Dreier-Gruppen entstehen.
Noch andere Agglutinationsformen kehren bei
Zellen derselben Spezies erstaunlich oft wieder:
sehr häufig begegnen wir Zellen, deren Schrau-
bengänge sich fast alle in der Mitte zu einem
breiten Streifen gesammelt haben, während an
den Querwänden nur je eine Windung oder
höchstens deren zwei liegen; oder die Zellen-
enden sind frei von Plastiden, und der ganze
Bestand an solchen liegt in der Zellenmitte.
Wie bei pathologischen Veränderungen anderer
Art fällt auch bei diesen auf, daß sie so oft an
sämtlichen Zellen langer Fäden sich regelmäßig
wiederholen, so daß zu folgern ist, daß die
kapillaren Kräfte und anderen Faktoren, die
für die beschriebenen Agglutinationsformen ver-
antwortlich zu machen sind, in den Zellen eines
Fadens immer in gleicher Weise wirksam werden.

Dieselben Gruppenbildungen und Verklebungen und Fusionen lassen sich an den Chlorophyllkörnern der höheren Pflanzen studieren.

Abb. 57 zeigt für die Zellen eines Laubmooses vorgerückte Phasen der Agglutination; die Chlorophyllkörner sind zu Gruppen verklebt (a); bei b ist die Zerstörung der Plastiden schon weit vorgeschritten.

Bilder ähnlicher Art begegnen uns beim Studium der verschiedensten Objekte nach Schädigung durch die verschiedensten Agentien.

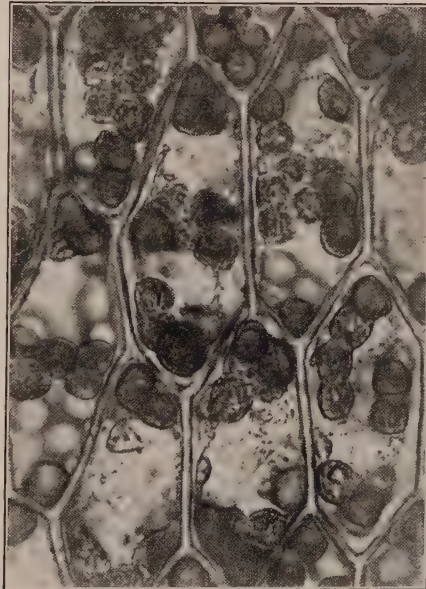
Abb. 58 zeigt die Chromoplasten von *Ranunculus ficaria*, die unter dem Einfluß einer Saponinlösung (Rohrzucker + 1% Saponin) sich sternähnlich deformiert haben und miteinander zusammenfließen.

Unserer Agglutination entspricht im wesentlichen wohl BEAUVERIES „granulisation avec étalement“ (1928 b, 213). „La granulisation des plastes répond à une précipitation ou flocculation du complexe colloïdal peu stable, protéolipodique, avec ségrégation miscible des lipoides; le mélange intime s'est disjoint. On peut supposer, que les lipoides ainsi libérés rendent la substance du plaste miscible à l'eau“ (1928, 214).

LIEBALDT (1913, 78) beschreibt für ihre Alkohol-



a



b

Abb. 57. Verklebung und Zerstörung der Chlorophyllkörner nach α -Bestrahlung: *Bryum capillare*. (Nach BIEBL.)

präparate reihen- oder gruppenweise vereinigte Plastiden; „sie erscheinen dann zu dichten grünen Klumpen zusammengeballt oder förmlich zusammengeronnen“.

Auch ohne irgendwelche Eingriffe in das Zellenleben voranzuschicken, sieht man die Chloroplasten vieler Zellen agglutinieren. Abb. 59 zeigt einige Zellen eines Prothalliums; die Chloroplasten haben sich zu *Nostoc*-artigen Ketten oder zu kleinen Zweier-, Dreier-, Vierergruppen zusammengefunden. In anderen Fällen legen sich die Chloroplastenreihen rings um die Kerne oder Vakuolen oder bilden zierliche Netze. Die Grenzen der Chloroplasten sind oft schwer zu erkennen, so daß die Frage, ob in einem gegebenen Augenblick bereits Fusion der Chloroplasten eingetreten ist, nicht immer entschieden werden kann. Starke Schädigung der Chloroplasten liegt in allen diesen Fällen vor; gleichwohl sind viele Zellen, deren Chloroplasten agglutiniert sind, noch plasmolysierbar (0,5 n KNO_3).



Bei der Untersuchung von Farnen sind auch anderen Autoren bereits Agglutinationsformen verschiedener Art aufgefallen.

Abb. 58. Agglutination: Chromoplasten von *Ranunculus ficaria* nach Behandlung mit Saponin.
(Nach BEAUVERIE.)

MONTFORT & NEYDEL (1928) beschreiben für die Wedel von *Trichomanes* die Auswirkungen allzu intensiver Belichtung und des „Sonnenstichs“ auf Agglutination der Chloroplasten, die sich zu Ketten und hefekolonie-ähnlichen Gruppen verkleben.

Gerade die Fusion der Chloroplasten ist ein Vorgang, der schon vielen Beobachtern aufgefallen und von vielen Autoren beschrieben worden ist, ohne daß sie sich dabei immer des Umstandes bewußt geworden zu sein scheinen, daß normale Chlorophyllkörner eine Fusion im allgemeinen ablehnen, und daß erst pathologische Veränderungen diesen die Fähigkeit zur Verschmelzung geben. Aus der Literatur lernen wir, daß Fusionsfähigkeit den Plastiden durch Umstände der verschiedensten Art gegeben werden kann. HABERLANDT (1876) beobachtete Fusion nach Einwirkung tiefer Temperaturen (*Sempervivum*). TSCHIRCH (1883, 205) sah unter der Einwirkung von Trauma

namentlich die Chloroplasten jugendlicher Zellen zusammenfließen. Von LIEBALDTS Versuchen (1913) sprachen wir bereits wiederholt; Fusion nach Alkoholbehandlung beobachteten außer der genannten Autorin auch PONOMAREW (1914, 485) u. a. WEIER (1933a) sah dasselbe nach Behandlung mit Neutralrot, CORNET (1933, 1936) nach Chloroform- und Ätherbehandlung, nach U. V.-Bestrahlung, nach Anwendung anisotonischer Mittel, nach Behandlung mit giftigen Gasen, wie schwefeliger Säure, Chlor, Ammoniak, Phenol. Von BEAUVERIES Arbeiten, der die durch Parasitenangriff geschädigten Plastiden miteinander verschmelzen

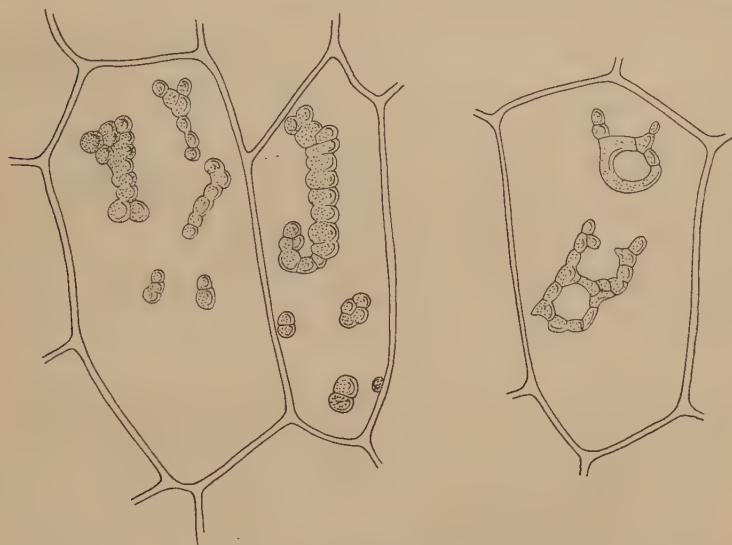


Abb. 59. Agglutination zu Ketten und Ringen; Prothallium von *Adiantum* sp.

sah, war bereits zu sprechen. Nicht immer läßt sich aus den Angaben der Autoren mit Gewißheit entnehmen, ob die von ihnen untersuchten Plastiden nur pathologische Veränderungen im Sinne der Agglutination oder auch solche anderer Art durchgemacht hatten.

An den Prothallien von *Struthiopteris* beobachtete GRATZY-WARDENEGG (1932) Plastidendegeneration, die sie auf Hungerwirkungen zurückführt, und die mit den soeben beschriebenen Agglutinationen in mancher Hinsicht übereinstimmen. Die Plastiden vergrößern sich, die auf ihrer Oberfläche sichtbaren

„Schollen“ (deren Natur noch ungeklärt ist) rücken voneinander ab, die Körner fusionieren miteinander zu wechselnden Formen (Abb. 60) oder können schließlich durch Substanzverlust zu



Abb. 60. Agglutination und Fusion. Plastiden des Prothalliums von *Struthiopteris*. *a* erstes Stadium der Degeneration; die Plastiden noch von dichten „Schollen“ bedeckt; *b* Vergrößerung und Deformation; *c* Fusion. *d* Zelle mit degenerierten Plastiden. (Nach GRATZY-WARDENEGG.)

mageren chondriokontenähnlichen Gebilden reduziert werden; es kann „am Ende des Entartungsprozesses aus verschmolzenen Plastiden ein Leukoplast hervorgehen.“ Einen wichtigen Unterschied zwischen diesen und den oben beschriebenen degenerativen Zuständen sehe ich in der Reversibilität, die GRATZY-WARDENEGG für die von ihr beschriebenen in Anspruch nimmt; durch Beseitigung der Sporophyten oder der Archegonien gelingt es, die Prothallien zu verjüngen, die Plastidendegeneration aufzuhalten und in den meisten Zellen rückgängig zu machen. Erneute Prüfung des Objektes wäre sehr erwünscht.

GRATZY-WARDENEGG gibt für die Degenerationszustände der Prothalliumplastiden an, daß man „eine gewisse amöboide Beweglichkeit“ an ihnen wahrnehmen kann. Ich habe an den oben beschriebenen Agglutinationen dergleichen nicht beobachtet; doch kann an ihnen durch die modellierende Wirkung der anliegenden Vakuolen (s. o.) solche wohl vorgetäuscht werden.

Gelegentlich ist von den Autoren beschrieben worden, daß sich die Substanz der Plastiden mit dem Protoplasma vermischt. Soweit Mitteilungen dieser Art zutreffend sind, können sie sich offenbar nur auf Plastiden beziehen, die der hier erläuterten Agglutination anheim gefallen sind (vgl. z. B. LEPESCHKIN 1923, 18; 1924, 78; 1926, 21).

In der Tat halte ich es nicht für unwahrscheinlich, daß die Agglutinationserscheinungen auch dadurch gekennzeichnet werden, daß wenigstens ein kleiner Teil der Plastidensubstanz mit den sie umgebenden wässerigen Zellenanteilen in vorgeschrittenen Stadien der Verwandlung mischbar wird.

In den weißen Zellen panaschierter Pflanzen scheinen die substanz- und pigmentarmen Plastiden oftmals Agglutinationen zu erfahren, unabhängig von äußeren Angriffen, und zu formlosen Massen miteinander zu verschmelzen (HEIN 1926); bei *Coleus* sah W. SCHWARZ (1928, 676) die Plastiden zu ganz unregelmäßigen Körpern werden, deren Größe von $1,6-8\ \mu$ schwankt. Diese starken Differenzen rühren daher, daß die Chloroplasten mit abnehmender Größe eine zunehmende Neigung zum Verklumpen erkennen lassen. Ihre Zahl in einer Zelle nimmt daher außerordentlich ab.

Von HEIN und anderen Autoren (SOROKIN 1927 u. a.) werden für diese wie für andere Veränderungen der Chloroplasten panaschierter Pflanzen, auch der von Viruserkrankheiten befallenen, u. a. plastidenzerstörende Enzyme angenommen.

Agglutination der Plastiden, die unter den Einfluß von Schmarotzern geraten sind, hat BEAUVÉRIE wiederholt beschrieben (1928, 1929; s. oben S. 81).

Die aplastogenen oder inaktiven Mitochondrien (GUILLIERMOND) oder Mitoplasten (BEAUVÉRIE) erweisen sich nach Parasitenwirkung (*Uromyces ficariae* auf *Ranunculus ficaria* — s. o.) als widerstandsfähiger als die Plastiden (BEAUVÉRIE 1929, 1930).

Nicht jede Ballung und Häufung der Plastiden verbindet sich mit irgendwelchen agglutinativen Veränderungen ihrer Substanz. Die beste Gewißheit über den Zustand der Plastiden und insbesondere ihrer Oberfläche erhalten wir in denjenigen Fällen, in welchen die Plastiden ihre Dichtlagerung wieder aufgeben. Daß Chlorophyllkörner sich aneinander lagern können, bringen BUSCALIONI & BRUNO (1927, vgl. auch WIELER 1936 u. a.) mit der Existenz einer dem Peristromium SENNS entsprechenden plasmatischen Hülle in Zusammenhang; es hat aber nach Auffassung der genannten italienischen Zytologen den Anschein, daß unter abnormen Bedingungen das „velo plasmico“ schwinden kann (*Aloe*).

3. Quellung und Vakuolisierung

Es ist schwer, die verschiedenen Arten der an Plastiden wahrnehmbaren Degeneration, für deren Zustandekommen wir irgendeinen Strukturwechsel der Plastiden anzunehmen genötigt oder nachzuweisen in der Lage sind, ausreichend scharf zu definieren und ihnen in dem vorliegenden Versuch einer zusammenfassenden Behandlung der krankhaften Plastidenveränderungen ihren rechten Platz anzuweisen.

Als wichtigstes Kennzeichen einer soeben einsetzenden Agglutination haben wir eine Veränderung der Oberfläche der Plastiden kennengelernt; wie ihre äußersten Schichten kann früher oder später die ganze Masse der Plastiden sich verflüssigen oder in einen besonders leicht flüssigen Zustand übergehen. Es ist nicht erwiesen, daß dabei eine starke Wasseraufnahme seitens der Plastidensubstanz im Spiele wäre.

Von Quellung wollen wir sprechen, wenn eine durch reichliche Wasseraufnahme bedingte Volumenzunahme das Hauptkennzeichen entartender Plastiden wird. Mit einer klebrigen Verflüssigung der Oberflächenschichten haben die im folgenden beschriebenen Wandlungen der Plastiden nichts zu tun und ebenso-

wenig mit der Erscheinung, daß die Plastidensubstanz mit den wässerigen Zellenbestandteilen ihrer Umgebung mischbar würde; im Gegenteil sehen wir, daß nebeneinanderliegende quellende Plastiden sich durch gegenseitigen Druck stark deformieren können, ohne miteinander zu verschmelzen, während wir im vorigen Abschnitt gerade die Verschmelzungsvorgänge als unausbleibliche Folge einer hinreichend weit vorgeschrittenen Agglutination zu nennen hatten.

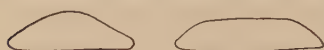
Quellungsdeformationen im hier erläuterten Sinne sind offenbar bei den Plastiden der höheren und niederen Pflanzen sehr weit verbreitet und ebenso weitere Veränderungen, die sich mit der Quellung der Plastiden so oft verbinden: Überall, wo Quellung eintritt, folgt dieser früher oder später eine vakuolige Entmischung der abnorm wasserreich gewordenen Plastidensubstanz. Das Bild der durch Quellung und vakuolige Entmischung veränderten Plastiden wechselt, je nachdem erst nach erheblicher Wasseraufnahme und Volumenzunahme Vakuolen in ihnen auftreten, oder schon in frühen Phasen der Quellung eine Entbindung des Wassers eintritt, von deren Wirkungen auf Aussehen und Struktur der Plastiden sogleich zu sprechen sein wird. Die Bildung von Saftblasen in den Plastiden bezeichnen wir im folgenden als vakuolige Degeneration oder Vakuolisierung; die französischen Autoren nennen denselben Vorgang oftmals *Vésiculation* oder *Cavulation*.

Wie Protoplasma und Zellkerne können zweifellos auch die Plastiden *intra vitam* ihren Wassergehalt ändern, ohne daß ihre Qualitäten aus dem breiten Rahmen des „Normalen“ träten. MAIGE (vgl. z. B. 1934, 1935) hat wiederholt auf die wechselnde Imbibition der Chloroplasten hingewiesen und die Vorgänge der Wasseraufnahme und Wasserabgabe mit den des Stärkestoffwechsels in Beziehungen gesetzt.

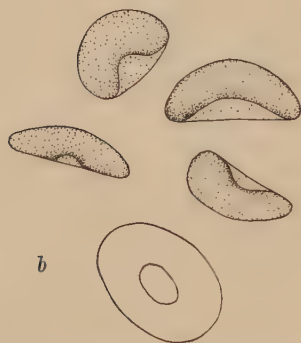
Ob und wann normale Imbibition zu leicht meßbaren Größenänderungen und Formwechselvorgängen führen kann, bedarf der näheren Untersuchung. Mit Abb. 61 mache ich auf Deformationen aufmerksam, die mir z. B. bei Untersuchung der grünen Zellen von *Mesembrianthemum* wiederholt begegnet sind; auch in unverletzten Zellen von *M. cordifolium* findet man Chloroplasten, die ein wenig dicker sind als die übrigen und überdies flach napfförmig gehöhlt. Ob diesen Formveränderungen Quellung zugrunde liegt, bei der sich eine Fläche der scheibenförmigen Plastiden

stärker ausgedehnt hat als die gegenüberliegende, oder bei welcher die Mitte der chlorophylltragenden Scheibe stärker quillt als die Randpartie, muß unentschieden bleiben; für wahrscheinlicher halte ich den an zweiter Stelle genannten Entstehungsmodus.

Ähnliche Veränderungen lassen sich auch an den Chloroplasten anderer höherer Pflanzen beobachten; eine nähere Untersuchung der Erscheinung fehlt leider noch. Bei *Vallisneria* fiel mir auf, daß das strömende Protoplasma oftmals Plastiden rund um die Zelle trägt, die flach napfförmig gewölbt sind und derart



a



b

Abb. 61. Quellung;
die Chloroplasten werden zu
napfförmlichen Gebilden.

a normal gestaltete;

b deformierte Plastiden:

Mesembryanthemum cordifolium.

liegen, daß die Mehrzahl von ihnen ihre konvexe Seite der Zellwand zuwendet. Vakuolenbildung habe ich dieser Art der Quellung und Deformation niemals folgen sehen. —

Ausgezeichnete Objekte zum Studium einer unzweifelhaft pathologischen Quellung geben die Plastiden der *Spirogyra* ab. Es scheint, daß man bei ihnen für manche Anfangsstadien der durch Wasseraufnahme bedingten Veränderungen zuverlässig sagen kann, daß sie zunächst nur auf Quellung zurückzuführen sind, und daß Vakuolenbildung bei ihnen noch nicht mitspricht — während bei vielen anderen Objekten die Entscheidung, ob bereits in frühesten Stadien der Quellung sich Vakuolenbildung anschließt oder nicht, auf Schwierigkeiten stößt; es bleibt uns oftmals unmöglich zu entscheiden,

ob eine im Innern eines Plastiden sichtbare Masse ein gequollener Anteil der lebendigen Plastidenmaterie ist oder bereits das tote Produkt einer tropfigen Mischung.

Einer Quellung der Plastiden scheint gleichwohl in allen Fällen früher oder später eine Vakuolisierung zu folgen, — einer Vakuolisierung stets eine Quellung vorauszugehen. Solche Kopplung der Symptome nötigt uns dazu, Quellung und Vakuolisierung in demselben Abschnitt zur Sprache zu bringen. Unzweifel-

haft gehören wie die Vakuolisierung in manchen Fällen noch andere charakteristische Symptome zu den Folgeerscheinungen weitgehender Quellung; es hat indessen den Anschein, daß die Kombination der Quellung mit anderen Phänomenen der Entartung nicht so häufig begegnet wie die vorher erwähnte.

Wir wenden uns zur Besprechung einiger charakteristischer Fälle, um zunächst die durch Quellung veranlaßten Veränderungen der Plastiden zu erläutern. Zuerst werden wir von dem durch Quellung bedingten Formwechsel, hiernach von dem der Quellung oftmals folgenden kapillaren Zerfall der Plastiden

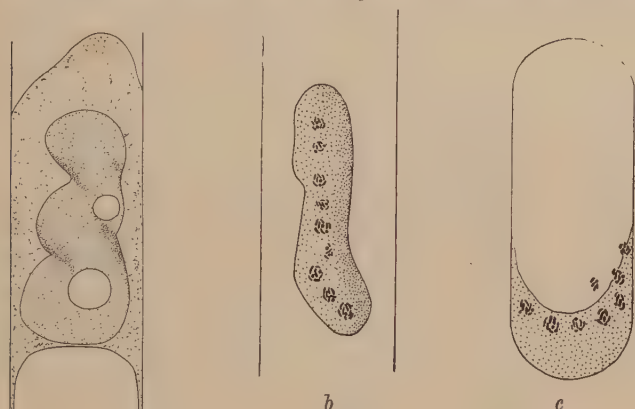


Abb. 62. Quellung der Plastiden in peptonhaltigen Medien — *a* der Chloroplast hat sich stark kontrahiert und läßt noch Schraubenform erkennen; Bildung von zwei Vakuolen; *b* Stark kontrahierter Plastid mit zahlreichen Stärkehäufchen; Vakuolen sind nicht erkennbar; *c* Der Plastid füllt als zylinderförmiger Körper die ganze Breite der Zelle; in ihm hat sich eine sehr große Vakuole gebildet; Stärkehäufchen liegen der Grenzschicht Protoplasma-Vakuole genähert: *Spirogyra*.

sprechen und schließlich von den Vakuolen, die sich früher oder später in Einzahl oder Mehrzahl in den gequollenen Plastiden bilden. Da die in Rede stehenden Erscheinungen schon vor 80 und 90 Jahren die Aufmerksamkeit der Zellenforscher auf sich gelenkt haben, werden wir in dem hier vorliegenden mehr als in den anderen Abschnitten unserer Darstellung Anlaß finden, auch auf die ältere Literatur einzugehen.

Weitgehende Quellung und nachfolgende Vakuolisierung kann man in sehr abwechslungsreichen Bildern nach Kultur der

Spirogyra-Fäden in bakterienreichen, peptonhaltigen Mischkulturen wahrnehmen. Die Kontraktion quellender Plastiden führt zum Schwinden der Randzacken und der längsverlaufenden Leiste; aus den Schraubenbändern werden schraubig gedrehte kurze, dicke Würste; sie nehmen die Mitte des Zellenlumens ein. Hier und da sind bereits frühzeitig Vakuolen in ihnen sichtbar geworden. Abb. 62a zeigt einen von schaumigem Protoplasma umgebenen Plastiden mit zwei kleinen Vakuolen; das untere Drittel der Zelle füllt ein großer Zellsafraum. Bei noch weiter vorgeschrittener Degeneration werden die Chloroplasten zu unregelmäßig umrissenen Körpern, die keine Schraubenbildungen



Abb. 63. Quellung und Vakuolenbildung der Chloroplasten: *Bryopsis*.

mehr erkennen lassen; die Pyrenoide sind oftmals verschwunden; die Stärke liegt in unregelmäßigen Anhäufungen, die zuweilen die Zahl der unsichtbar gewordenen Pyrenoide noch abzulesen gestatten; sie liegen dicht nebeneinander und machen das Maß der Verkürzung anschaulich, das die Chloroplasten erfahren haben (Abb. 62b). In anderen Fällen ist die ursprüngliche Gruppierung der Stärkekörner nicht mehr erhalten geblieben; diese liegen vielmehr unregelmäßig im Stroma verstreut oder gruppieren sich um die Vakuolen.

Sehr lehrreich ist die Durchsicht kränkelnder *Bryopsis*-Kulturen. Auch an ihren Chloroplasten fällt zuweilen die Zerstörung der Pyrenoide auf, sowie die Gruppierung der Stärkekörnchen um die Vakuolen (vgl. Abb. 63).

Bei besonders weitgehender Kontraktion wird die Plastidenmasse zu einem grünen, die ganze Breite der Zelle in Anspruch nehmenden Meniskus; Abb. 62c zeigt einen solchen von halbkugelförmigen Endflächen umgrenzten grünen Körper. Derartige Plastiden enthalten große oder kleine Vakuolen und zerbröckelte Stärkemassen (vgl. Abb. 62c). Ihre Entwicklungsgeschichte kann leicht verfolgt werden, so daß kein Zweifel daran besteht, daß die beschriebenen Körper von kontrahierten Chloroplasten, die bei der Verkürzung ihre Schraubenform aufgegeben haben, abzuleiten und nicht etwa auf eng gespulte Schraubenbänder, die

den Zellsaft Raum umhüllen, zurückzuführen sind. Unter welchen Bedingungen es zur Bildung dieser Körper kommt, vermag ich nicht zu sagen, obwohl sie mir oftmals in meinen Kulturen begegnet sind. Leicht zu beobachten ist, daß nicht selten sämtliche Zellen eines Fadens die gleichen Degenerationserscheinungen der beschriebenen Art zeigen, ihre Nachbarfäden nichts von denselben erkennen lassen.

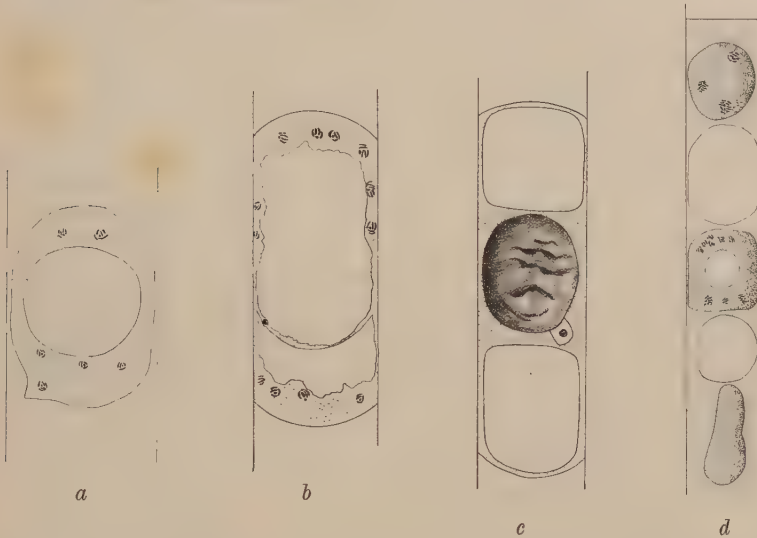


Abb. 64. Quellung und Vakuolenbildung: *Spirogyra*. *a* Chloroplast mit Stärkeresten und einer großen Vakuole; unregelmäßig gebuckelte Umrisse; *b* meniskusartiger Chloroplast mit zwei großen Vakuolen und zahlreichen Stärkeresten; *c* der nahezu kugelige Chloroplast liegt in der Mitte der Zelle, an seiner Seite der Zellkern, oben und unten ein Zellsaft Raum. Von der Schraubenbandform des Plastiden ist nichts mehr zu erkennen; *d* drei Plastidenstücke, zwei Vakuolen.

Die Flächen der beschriebenen grünen Körper sind nicht immer sphärisch oder zylindrisch, sondern zuweilen unregelmäßig gebuckelt oder an einer oder mehreren Stellen durch Spitzen unterbrochen, mit welchen die Plastidensubstanz eine Zeitlang an Wand oder Protoplasma haften geblieben war. Im Großen wiederholt die Form der Plastidenmenisken die plasmolytisch kontrahierter Protoplasten; die Einzelheiten der dargestellten Formen erinnern uns indessen weniger an das vom Plasmolyseformwechsel her Bekannte als manche der im ersten Kapitel beschrie-

benen kapillaren Kontraktionen unveränderter Plastidensubstanz (vgl. Abb. 64a).

Ein Plastidenmeniskus, der etwa $\frac{2}{5}$ der Zellenlänge in Anspruch nimmt, ist in Abb. 64b dargestellt; die Umrisse seiner ansehnlich großen Vakuolen sind unregelmäßig; es scheint, daß zwei Vakuolen vorliegen, die durch eine gewölbte Lamelle aus Plastidensubstanz voneinander getrennt sind; in anderen Fällen kann die Plastidenmasse zu einem die Breite der Zelle nicht mehr füllenden kugelhähnlichen Körper werden: Abb. 64c zeigt einen solchen mit schlierigen Zeichnungen ausgestatteten Plastidenkörper; an ihm liegt der Zellkern, rings ist er von Protoplasma umgeben; oberhalb und unterhalb von ihm liegt je ein Zellsaft-raum.

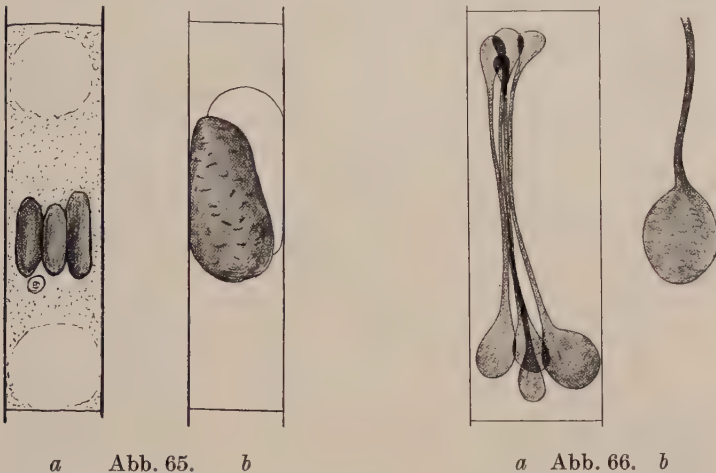
Ganz ähnliche Bilder kommen nach Fragmentation der Chloroplastenmasse zustande. In der Zelle, der Abb. 64d entstammt, liegen drei Chloroplastenstücke von wechselnder Größe und Gestalt und zwischen ihnen zwei rundliche Zellsaft Räume; das mittlere der drei Plastidenstücke enthält seinerseits eine zentrale Vakuole. BERTHOLD (1886, 267) spricht von der Schichtung, die der Plasmaleib unter normalen und unter abnormen Umständen aufweisen kann. Die hier beschriebenen degenerierten Plastiden geben dem Zellenleib ein von der Norm auffällig abweichendes Schichtungsbild: auf das Protoplasma folgt nach innen die Chloroplastenmasse, und in deren Inneren liegt eine Vakuole.

Eine weitere Serie von Erscheinungen dürfen wir an Abb. 65 erläutern. Es handelt sich hier um Deformationen der Chloroplasten von *Spirogyra*, die nach Behandlung der Zellen mit JUELS Fixiermittel

Zinkchlorid	2 g
Eisessig	2 cc
50% Alkohol	100 cc

sichtbar wurden, das auf $\frac{1}{32}$ seiner üblichen Konzentration verdünnt worden war. Viele Zellen blieben in ihm 8 bis 10 Tage am Leben. Die Plastiden sind zu kurzen dicken Säulen geworden; ihre Substanz ist klar und grün, und in ihr liegen allenthalben verstreut Körner, die z. T. Stärkereaktion geben; in manchen Fällen ist eine deutliche Kammerung der Chloroplasten erkennbar, wenn polyedrische oder plattenähnliche Vakuolen in den Plastiden sich gebildet haben; durch Lamellen von Plastidensubstanz

werden die Vakuolen voneinander getrennt. Die gequollenen Plastiden können zu Kugeln werden oder zu kegelförmigen Körpern (Abb. 65*b*), die ebenso geformt nebeneinander liegen, wie etwa die durch Teilung entstandenen Tochterzellen einer Flagellatenzyste. Abb. 65*a* soll die Plasmakonfiguration dieser Zellen veranschaulichen: sehr oft liegt in der Mitte der Zelle eine stark gequollene Plasmaportion, die den Zellkern und die Plastidensäulen umschließt; an den Polen der Zellen liegt je eine Vakuole.



a Abb. 65. *b*

a Abb. 66. *b*

Abb. 65. Quellung und Kontraktion der Plastiden in stark gequollenem Protoplasma: *Spirogyra*, nach Behandlung mit stark verdünnter JUEL'scher Lösung. *a* abnorme Plasmakonfiguration, zwei Vakuolen, säulenartige Plastiden; *b* zwei kegelförmige Plastiden mit starker Körnung.

Abb. 66. Quellung der Plastiden nach Behandlung mit 1% dehydrocholsaurem Natrium: *Spirogyra*. Die Plastiden sind zu hantelförmigen Körpern geworden; bei *b* Endstück eines solchen Plastiden.

Die in Abb. 66 dargestellten Plastidenmißformen erhielt ich durch Behandlung der *Spirogyra*-Zellen mit 1% dehydrocholsaurem Natrium und nachfolgende Übertragung in Wasser. In sämtlichen Zellen mancher Fäden wiederholten sich sehr auffällige Quellungenformen: Die Plastiden waren zu langgestreckten Hanteln, ihre Enden zu grünen, klaren Kugeln geworden, die langen Mittelstücke schlank und strangähnlich geblieben. Es wird uns auch später noch auffallen, daß die Enden der *Spirogyra*-

Plastiden sich bei Degeneration so oft wesentlich anders verhalten als die Mittelstücke. —

Offenbar gleichartige Quellungserscheinungen hat L. Hofmeister an *Spirogyra* durch Behandlung mit Äthylenglykol hervorgerufen (1937). —

Wir haben schon im ersten Kapitel von Zerfallserscheinungen gesprochen, die durch Wirkung der Oberflächenspannung bedingt waren; durch die Einreihung unserer Beobachtungen haben wir zum Ausdruck gebracht, daß wir in den damals geschilderten Zerfallserscheinungen solche sahen, bei welchen auf eine Strukturänderung der Plastiden zu schließen kein Anlaß vorlag.

Wenn im folgenden wieder von Zerfallserscheinungen die Rede sein wird, so soll es sich um Wirkungen der kapillaren Kontraktion

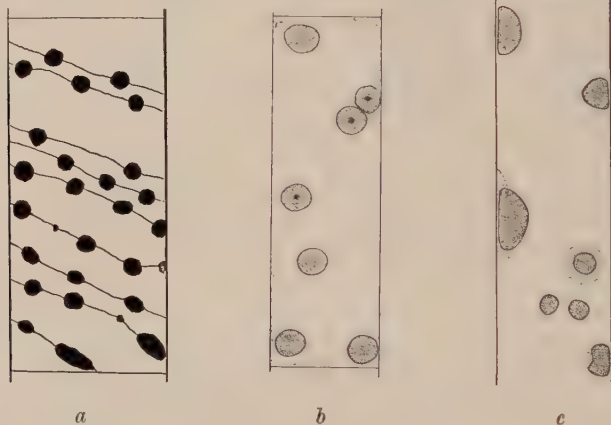


Abb. 67. Quellung und Zerfall der Plastiden: *Spirogyra*. *a* Die Zerfallstücke sind durch haltbare Stränge der Plastidensubstanz miteinander verbunden; Behandlung der Fäden mit 0,5% dehydrocholsaurem Natrium; *b* Zerfall der Plastiden zu scheibenartigen Stücken; hier und da sind Reste der Pyrenoide noch sichtbar; fünftägiger Aufenthalt in 1% Pepton; *c* dasselbe nach zwei Tagen; um einige Plastidenstücke sind scharf umgrenzte systrophische Anhäufungen des Protoplasmas sichtbar.

handeln, die sich mit deutlich erkennbaren oder mit zuverlässig erschließbaren Strukturveränderungen verbinden, ja durch solche wohl erst ermöglicht werden.

Zerfallserscheinungen dieser zweiten Art sind in der zytopathologischen Literatur oft beschrieben worden — vornehmlich

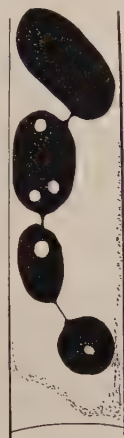
für die Chloroplasten von *Spirogyra*, die bei den soeben behandelten Quellungserscheinungen sich keineswegs immer zu den in den letzten Abbildungen beschriebenen einheitlichen Massen kontrahieren, sondern sich oftmals in mehrere oder viele Stücke zerlegen, die sich abrunden können; je nach der Zähigkeit der Plastidensubstanz bleiben die Teilstücke noch mehr oder minder lange durch einen feinen Faden miteinander verbunden, oder sie trennen sich schnell voneinander. Um Stücke solcher Art gruppiert sich in wechselnder Form zuweilen das Protoplasma, das in systrophischer Häufung mit scharf gezeichnetem Rande sich absetzt (Abb. 67c). In alternden Kulturen stößt man zuweilen auf Zellen, deren Schraubenbänder sich in 30—40 ungefähr gleichgroße Stücke zerlegt haben, die in der Form den Chlorophyllkörnern der höheren Pflanzen sehr ähnlich sind, in der Größe sie nicht viel übertreffen. Große Mannigfaltigkeit kommt in die hier geschilderten Zerfallsbilder namentlich dadurch, daß die zwischen den Plastidenstücken sichtbaren Stränge in Länge und Dicke und Haltbarkeit wechseln, andererseits benachbarte Stücke in Formengröße bald übereinstimmen, bald stark unterschieden sind.

Weitere Mannigfaltigkeit im Zerfallsbilde bringt die Vakuolenbildung mit sich. Abb. 68 zeigt Stücke von *Spirogyra*-Zellen; bei *a* glaubt man vier grünliche, durch Stränge noch miteinander verbundene Stücke der Plastiden vor sich zu sehen; es handelt sich indessen bei derartigen Bildern um blasenartige Stücke des Tonoplasten der Zelle, die mit Resten gequollener Plastidensubstanz unvollkommen bedeckt sind (vgl. Abb. 68b).

Die Mannigfaltigkeit der Bilder, die die gequollenen und zerfallenden Plastiden aufweisen, wechselt nicht nur mit den Kulturbedingungen, sondern auch bei demselben Versuche von Faden

Abb. 68. Quellung der Chloroplasten; Zerfall des Zell-safräumtes nach Erhöhung der Temperatur auf 42° C.

Umhüllung der Teilvakuolen mit Plastidenresten. *Spirogyra*. Bei *a* sind Reste der Pyrenoide, bei *b* ist der Zellkern eingetragen.



a



b



Abb. 69.



Abb. 70.

zu Faden, von Zelle zu Zelle. Unsere Einsichten in die Physik der Protoplasten sind zu gering, als daß wir diese mannigfaltigen zytopathologischen Befunde bereits zu Schlüssen über die in der Zelle und den Plastiden verwirklichten physikalischen Bedingungen auswerten könnten. Abb. 69 zeigt eine häufig beobachtete Form des Zerfalls der *Spirogyra*-Schraubenbänder, die in nahezu gleichgroße Stücke sich zerlegen; am Ende der Chloroplasten aber erhält sich jedesmal ein besonders großes Stück — Unterschiede, wie sie bereits bei Besprechung von Abb. 66a und b uns beschäftigt haben.

Überraschende Bilder entstehen dann, wenn die Chloroplasten einer Zelle sich verschieden verhalten. Die in Abb. 70 dargestellte Endzelle eines Fadens von *Spirogyra* enthält ein Schraubenband, das sich nach Kultur in 1% dehydrocholsaurem Natrium kaum verändert hat, während die anderen sich stark kontrahiert haben und in zahlreiche kurze und lange Stücke zerfallen sind. —

Wir wenden uns nun zur Behandlung des auffälligsten Symptomes, der Vakuolenbildung, der *vésiculation* oder *cavulation* der französischen Autoren.

Auch über diese Vorgänge belehren uns die Plastiden der Konjugaten, insbesondere die der *Spirogyra*, mit besonderer Mannigfaltigkeit.

Abb. 69. Zerlegung der Plastiden in zahlreiche kleine Mittelstücke und je zwei große Endstücke: *Spirogyra* nach Plasmolyse in $\frac{n}{2}$ KNO_3 , Deplasmolyse in $\frac{n}{8}$ KNO_3 .

Abb. 70. Ungleichartiges Verhalten der Plastiden einer Zelle: *Spirogyra* nach Quellung in 1% dehydrocholsaurem Natrium.

Die in Abb. 71 dargestellten Plastiden stammen aus alternden, luftarm gehaltenen Kulturen; die vakuolige Struktur ist bald grob-, bald feinblasig, die Form der Vakuolen kugelig oder bohnenähnlich; bei *f* bestimmt die Bandform des Plastiden die Gestalt einer seiner Vakuolen, die die Form eines Zylinders angenommen hat.

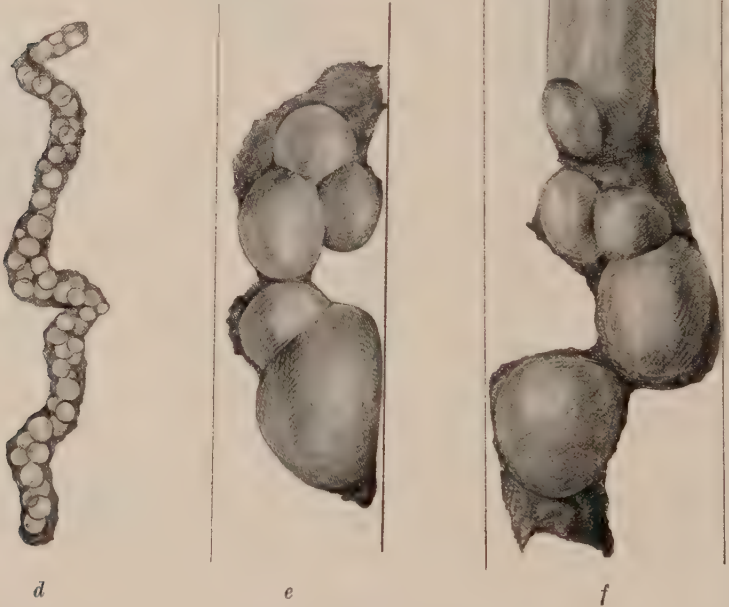
Offenbar sind alle Teile eines Chloroplasten in gleicher Weise zur Vakuolisierung befähigt — zum wenigsten in der Regel.



Abb. 71. Vakuolige Degeneration der Plastiden: *Spirogyra*. *a* sehr feinblasige Form der Degeneration; drei oder vier Reihen von Vakuolen liegen in dem Plastidenbande nebeneinander; *b* grobschaumige Struktur; die Breite des Plastidenbandes nimmt immer nur eine Vakuole in Anspruch; *c* kontrahierte zylindrische Chloroplastenmasse, die zahlreiche kugelige oder eiförmige Vakuolen einschließt; *d* und *e* vesiculose Form der schaumigen Degeneration; es hat sich nur eine geringe Zahl von Vakuolen in dem Chloroplastenbande gebildet; *f* zylindrisch geformte Vakuole, die mehrere Male so lang ist, wie das Schraubenband breit.

Es gibt Fälle, in welchen bestimmte Teile großer Plastiden der vakuoligen Degeneration besonders leicht anheimzufallen scheinen. Abb. 72 zeigt eine *Spirogyra*-Zelle, deren Chloroplast sich nur an einem Ende vakuolisiert hat; *Spirogyra*-Fäden, deren Zellen durchweg in dieser Weise sich verändert haben und stets nur an entsprechenden Enden ihrer Zellen Vakuolen aufzuweisen haben, gewähren einen nicht alltäglichen und sonderbaren Anblick.

Es mag gestattet sein, bei dieser Gelegenheit einige allgemeine Erwägungen einzuflechten. MAIGE (1933) stellt Betrachtungen darüber an, daß die stärkebildenden Vakuolen, die nach seinen



Beobachtungen in fadenähnlich geformten Chondriokonten liegen, immer an bestimmten Stellen in diesen sich entwickeln, und schließt aus dem Befund auf irgendwie geartete physikalisch chemische Verschiedenheiten im Bau der Organelle. Daß an den Enden der großen Chloroplasten von *Spirogyra* andere Degenerationserscheinungen vor sich gehen, als in den

Mittelstücken, konnten wir durch mancherlei Beispiele dartun; bei der kausalen Erklärung solcher Unterschiede darf aber nicht nur die Möglichkeit struktureller oder chemischer Verschiedenheiten der terminalen und interkalaren Abschnitte erwogen werden, sondern auch der Umstand, daß die Enden der Plastiden aus Gründen der Form und Oberflächenentwicklung unter anderen physikalischen Bedingungen stehen als die Binnenabschnitte desselben Organells, so daß hier und dort ungleichartige Voraussetzungen für den Ablauf späterer Veränderungen der Plastidenmasse bestehen. Der in Abb. 72 dargestellte Fall der Vakuolenbildung mag wohl dadurch Interesse beanspruchen, daß stets nur ein Ende des Schraubenbandes vakuolig wird. Über die in den Zellen waltenden Unterschiede oder die von außen sie angreifenden Faktoren, die diese Differenzierung bedingen könnten, lassen sich keine Vermutungen vortragen. —

Selbst bei sehr weit vorgeschrittener schaumiger Degeneration bleiben auch die dünnen, zwischen den Blasen liegenden Stege der *Spirogyra*-Plastiden noch frisch grün, und auch an den sphärischen Lamellen der Plastidensubstanz, welche die Blasen umspannen, ist trotz ihrer geringen Dicke die normale Färbung meistens noch lange deutlich zu erkennen.

Bei *Zygnema* habe ich trotz vielfach abgewandelten Versuchen niemals eine so üppige Vakuolenbildung erzielen können, wie bei *Spirogyra*. An den sternförmigen Plastiden von *Zygnema* treten Vakuolen fast immer nur einzeln auf und erreichen keine besondere Größe.

Zu starker Vakuolenbildung geneigt fand CHADEF AUD (1936, 45) die Chloroplasten der *Draparnaldia* (vgl. Abb. 73).

Mit einem weiteren wohlgezeichneten Krankheitsbild machen uns die vakuolisierten Plastiden von *Bryopsis* bekannt (vgl. LEPESCHKIN 1926). Man kann auf verschiedenen Wegen sie zu Quellung und Vakuolenbildung bringen — durch Behandlung mit 5—10% Alkohol, durch Zusatz von Süßwasser oder

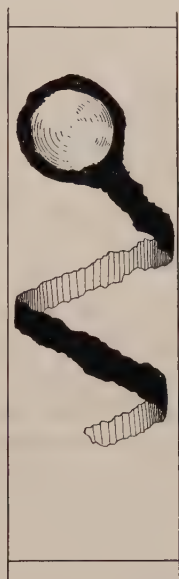


Abb. 72. Polare Vakuolenbildung: *Spirogyra*.

anderen hypotonischen Medien u. a. m. Die langgestreckten oder spindelartigen Plastiden runden sich sehr schnell zu Kugeln ab oder behalten nach geringer Verkürzung im wesentlichen ihre Form und beginnen sich alsbald zu vakuolisieren. Wir werden später noch auf die an *Bryopsis* wahrgenommenen Erscheinungen zurückzukommen haben.

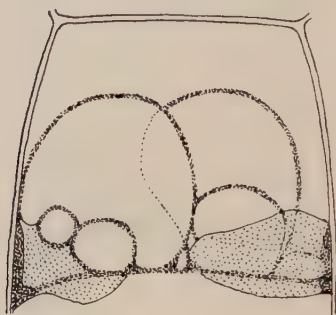


Abb. 73.
Vakuolige Degeneration:
Draparnaldia glomerata.
(Nach CHADEF AUD.)

Aus der Kugelform der Vakuolen — gleichviel ob es sich um solche des Protoplasmas, des Zellkerns oder der Plastidensubstanz handelt — schließen wir auf den Flüssigkeitscharakter der sie füllenden wie der sie umgebenden Materie. Mir sind bei *Bryopsis* nicht selten bemerkenswerte Abweichungen von der Kugelform der in Plastiden entstandenen Vakuolen aufgefallen. Abb. 74 zeigt zwei Chloroplasten, die unter dem Einfluß einer schwachen

Alkohollösung (5%) gequollen sind und sich vakuolisiert haben; die Vakuolen liegen der Oberfläche der Plastiden nahe; ihre Form ist keineswegs sphärisch; wir müssen aus ihr auf irgendwelche Anhomogenitäten der Plastidensubstanz, vielleicht eine besonders zähe Rindenschicht schließen.

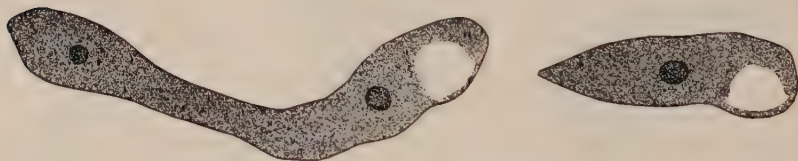


Abb. 74. Vakuolenbildung und Vakuolendeformation: *Bryopsis*;
Behandlung der Zellen mit 5% Alkohol.

An demselben Objekte entstehen unter denselben Bedingungen zuweilen Plastidenkugeln von besonderer Größe (Durchmesser $120\ \mu$), in welchen die exzentrisch liegenden Vakuolen sich derart entwickeln, daß sie die Rindenschicht — die hier als besonders zähe zu betrachten kein Anlaß vorliegt — durchbrechen; es entstehen Formen, wie die in Abb. 75 dargestellten; die grüne Masse

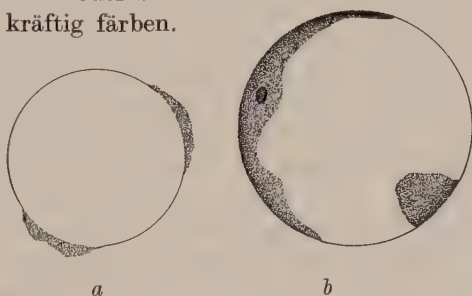
erscheint dann wie aufgerissen und zerklüftet. Es ist nicht schwer, über die Form der Vakuolen zu urteilen, die von der Außenwelt dort, wo keine Plastidensubstanz sie mehr verhüllt, von einer gespannten farblosen Haut bedeckt sind. Dieselben Veränderungen kann man zuweilen nicht minder schön nach Übertragung des Zelleninhaltes in Süßwasser beobachten (Abb. 75d—g).



Abb. 75. Vakuolenbildung und Stromazerklüftung: *Bryopsis*. a—c Behandlung mit 5% Alkohol; d—g Behandlung mit Leitungswasser.

Mit Neutralrot die Vakuolen der Plastiden intravital zu färben, d. h. solange ihre farblose Hülle noch semipermeabel und gespannt ist, gelang nicht; der Vakuolensaft bleibt farblos, auch wenn die im Absterben begriffenen oder bereits toten Stromareste sich kräftig färben.

Abb. 76.
Stromazerfall und
Freilegung der
Plastidenvakuole:
Bryopsis; die letztere ist
nur an engen Strecken
noch von Resten des
Stromas bedeckt.



Bei mehrstündigem Verweilen der schaumigen Plastiden in dem schädigenden Medium tritt Zerfall ein — derart, daß das

Stroma mehr und mehr zerbröckelt und von der Vakuole abfällt, die schließlich als klare turgeszente Blase den letzten geformten, aber farblosen Rest des Plastiden darstellt (Fig. 76).

Was die *Bryopsis*-Plastiden im Großen zeigen, wiederholt sich im Kleinen an den Chlorophyllkörnern der Moose und vieler Gefäßpflanzen mit gleicher oder ähnlicher Deutlichkeit. Abb. 77 zeigt die Veränderungen, die sich an den Plastiden der Blätter von *Funaria hygrometrica* abspielen, wenn man sie mit 0,5—2% KNOPScher Nährlösung behandelt (KÜSTER 1904); auch in unverletzten Zellen treten Veränderungen auf, die ebenso zu deuten sind, wie die soeben für *Bryopsis* beschriebenen: in den Plastiden entwickelt sich eine Vakuole; das Stroma zerreißt und kann

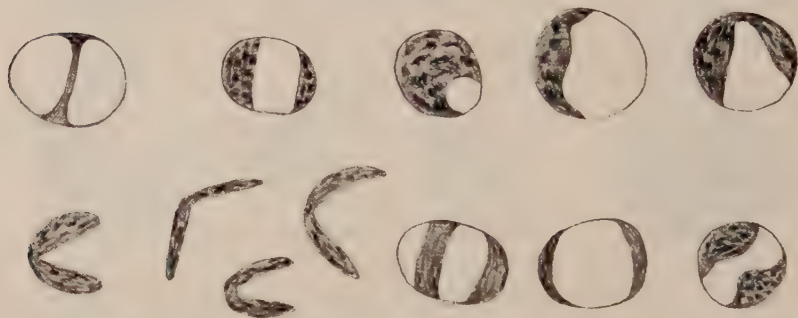


Abb. 77. Vakuolige Degeneration der Chlorophyllkörner: *Funaria*.
(Nach KÜSTER.)

— vielleicht durch eine Art Synärese — klein und unansehnlich werden; je nach der Art, in der das Stroma zerreißt, entstehen wechselvolle Bilder. Die farblose Haut, die an den Chloroplasten gespannt erscheint, entspricht, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nicht der Oberfläche der Plastiden, sondern der aus ihnen hervortretenden Vakuolenhülle, so daß sich an den degenerierenden Plastiden dieselben Phänomene wiederholen, die uns von geschädigten Protoplasten her bekannt sind, deren Vakuolen noch kugelig gespannt vor uns liegen, wenn das tote Protoplasma bereits zusammengesunken ist und sich verkürzt hat.

Bilder wie die in Abb. 77 gezeigten Stadien sind aus der zytologischen Literatur, von denen später noch kurz die Rede sein soll, schon seit vielen Jahrzehnten bekannt; die ihnen zugrunde liegenden degenerativen Strukturwechsellvorgänge sind

oft falsch gedeutet worden; namentlich diejenigen Formen, die nach Zerstörung der Vakuolenhaut vorliegen und nur noch aus einem zweischaligen muschelähnlichen Stromarest bestehen, machen Fehldeutungen begreiflich; die relativ großen Ausmaße, mit welchen sich diese Bilder bei *Bryopsis* studieren lassen, mögen es rechtfertigen, wenn wir noch einmal auf *Bryopsis* hier zurückkommen (Abb. 78).

Abb. 78. Vakuolige Degeneration und Turgorverlust der vom Plastidenstroma umschlossenen Vakuole: *Bryopsis*.



Abb. 78.

Abb. 79. Vakuolenbildung in stärkereichen Plastiden: *Bryopsis*.



Abb. 79.

Unter den Autoren der jüngsten Periode hat wohl HUBERT als letzter (1935, 369) diese Vorgänge beschrieben (*Valtheimia viridiflora*).

Wie Abb. 77 zeigt, liegt in jedem Chloroplasten meist nur eine Vakuole, zuweilen auch zwei, die dauernd voneinander getrennt bleiben können. Eine Mehrzahl von Vakuolen zu erzeugen, gelingt oftmals durch 24stündige Behandlung der Zellen mit Peptonlösung (1%) — z. B. bei Moosblättchen (*Funaria*) und Farnprothallien; viele der Chloroplasten enthalten je eine große und mehrere kleine Vakuolen. Eine besonders hohe Zahl von solchen ist mir in manchen Leukoplasten aufgefallen, von deren Degeneration nachher noch zu sprechen sein wird.

Welchen Einfluß der Stärkegehalt der Plastiden auf die Vakuolenbildung haben mag, bedarf der Untersuchung. Bei *Bryopsis* fiel mir auf, daß selbst stark mit Amylum beladene Plastiden vakuolig ihr Stroma degenerieren lassen können (vgl. Abb. 79).

Bei ergrünenden Plastiden der Kartoffelknolle können die auf den Stärkekörnern haftenden Kalotten bei Behandlung der Präparate mit Wasser sich vakuolisieren (MAIGE 1936).

MAIGE war es (z. B. 1934, 1935), der zwischen Stärkebildung und Vakuolenbildung physiologische Zusammenhänge suchte; nach seiner Meinung schwellen die Chlorophyllkörner vor der Stärkebildung an und lassen in ihrem Inneren durch Entmischung eine oder mehrere Vakuolen entstehen (vacuoles amylogènes), in welchen die Stärkebildung vor sich gehen soll. Falls die von MAIGE gesehenen „Vakuolen“ durch ihre Füllung wirklich

den von uns beschriebenen wässerigen Blasen ähnlich sein sollten, wäre die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß es sich bei ihnen um pathologische Bildungen gehandelt haben mag. Daß in der normalen Zytogenese Quellung der Plastiden eine Rolle spielen mag, haben wir schon oben (S. 86) zur Sprache gebracht. —

Wie aus dem Protoplasma Bestandteile verschiedener Art in die Vakuolen geraten können, so auch aus dem Stroma der Plastiden in die Vakuolen der Plastiden. Stärke ist wiederholt in den Vakuolen der Plastiden gefunden worden; zuerst hat diese Erscheinung vor fast 100 Jahren MOHL (s. unten) beobachtet; aus der neusten Literatur nenne ich WEIER (1932 b, 130 — *Zea*) und DOUTRELIGNE (1935).

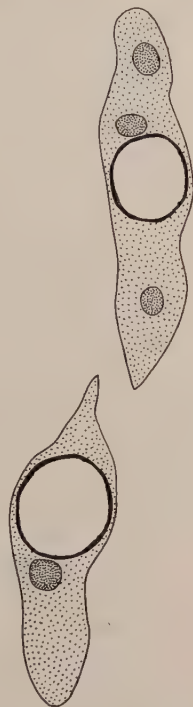
Das Endschiedsal der in Chloroplasten erscheinenden Vakuolen ist in vielen Fällen erst dann erreicht, wenn sie platzen und ihren Inhalt ausschütten. Dabei geht alsbald der ganze Plastidenrest zugrunde und zerfällt — oder er bekommt ein Foramen und bleibt zunächst noch erhalten. Von durchlochten Plastiden war schon in früheren Abschnitten die Rede; wir haben hier nachzutragen, daß bei *Spirogyra* vakuolig degenerierte Plastiden auch durch Zerstörung ihrer Saftblasen durchlöchert werden können. Frühe Mitteilungen über das Platzen der geschwollenen Chloroplasten finden wir bei MOHL (s. unten), DEHNECKE (1880) u. a.; in letzterer Zeit sind BEAUVÉRIE (1929) u. a. auf dasselbe Phänomen zurückgekommen. — Um ähnliche Erscheinungen des Schwellens und Berstens handelt es sich vielleicht bei dem von HARVEY & LOOMIS (1928) beschriebenen Untergang der Chloroplasten unter dem Einfluß von Ultraschallwellen (s. o. S. 33).

Die Vakuolen des Protoplasmas (KÜSTER 1935 a, 45), seltener die des Zellkerns (GREB 1936) können sich mit einer derben Wand ausstatten. Ich habe bei Untersuchung der Plastiden meine Aufmerksamkeit der Frage zugewandt, ob auch die Vakuolen der Plastiden einen ebenso derben „Tonoplasten“ entwickeln können, wie die des Protoplasmas sie oftmals aufweisen. Ich fand einen solchen nur ausnahmsweise, und zwar an den Plastiden der *Bryopsis*; in Zellen, in welchen nur eine geringe Zahl von Plastiden zwischen sehr vielen unveränderten eine zentrale Vakuole entwickelt hatte, fiel mir die derbe und stark lichtbrechende Wand der Saftblase auf (Abb. 80); vermutlich sind in ihr Lipoidstoffe besonders reichlich gehäuft.

Auch stark vakuolisierte Plastiden können ihr Aussehen viele Tage lang unverändert bewahren; namentlich die pralle Rundung der Vakuolen, die so lange erhalten bleibt, legt es nahe, die Plastiden trotz den starken degenerativen Veränderungen noch als lebend anzusprechen. Mit lebendigem Protoplasma hat die Substanz der blasig und schaumig deformierten Plastiden in der Tat die Eigenschaft der Semipermeabilität gemeinsam: behandelt man sie mit hypertonen Lösungen, so geben sie einen Teil ihres Vakuoleninhaltes ab, und wenn man sie hiernach in hypotonische Medien überträgt, so schwellen sie wieder. Versuche dieser Art hat z. B. PONOMAREW durchgeführt (1914), und vor ihm hat WENT (1888) das osmotische Verhalten der in Plastiden auftretenden Vakuolen geprüft. WENT glaubte damals seine Unterscheidung zwischen normalen und pathologischen Vakuolen auch mit dem osmotischen Verhalten der im Protoplasma liegenden normalen und der in Plastiden auftretenden pathologischen Vakuolen rechtfertigen zu können; wir werden in dem osmotischen Verhalten der Vakuolen der Plastiden keine grundsätzlichen Unterschiede gegenüber dem Verhalten der normalen erkennen können.

Die Frage, ob vakuolig veränderte Chloroplasten noch zur Photosynthese befähigt sind, bedarf der näheren Prüfung. Nach den von KNY (1897, 398) mitgeteilten Befunden, nach welchen degenerierte Chloroplastenmassen selbst

Abb. 80. Bildung einer derben Vakuolenhülle:
Bryopsis.



dann, wenn man sie aus der Zelle heraustreten läßt, noch einige Stunden zur Kohlenstoffassimilation befähigt bleiben, liegt es vielleicht nahe, anzunehmen, daß auch vakuolenreiche Chloroplasten sich diese Fähigkeit noch bewahren können; MOLISCH (1904) macht indessen darauf aufmerksam, daß die von KNY mitgeteilten Ergebnisse der Bakterienmethode vielleicht nicht einwandfrei seien, und daß es von Sauerstoff unabhängige chemotaktische Erscheinungen waren, die in KNYS Versuchen die Bakterien zu den Chlorophyllmassen führten.

Bei der großen Verbreitung der Befähigung der Plastiden zur Vakuolenbildung verdient der Umstand besondere Beachtung, daß schon zahlreichen Autoren die Widerstandsfähigkeit der Plastiden bestimmter Arten aufgefallen ist. Zu diesen resistenten Organellen gehören die Chloroplasten von *Vaucheria*, die nach ROTHERT (1896) auch nach der Übertragung in Wasser keine Degenerationserscheinungen erkennen lassen. Von der Widerstandsfähigkeit desselben Objektes hat später PONOMAREW (1914, 486) Bericht gegeben.

Bei Untersuchung kräftig wachsender *Bryopsis*-Fäden fällt zuweilen auf, daß nur ein geringer Prozentsatz der Chloroplasten (1%) sich vakuolisiert, alle anderen derselben Zellen normal erhalten bleiben; man gewinnt den Eindruck, daß die Resistenz der Plastiden einer Zelle deutlich verschieden sein kann, — wie wir es ja auch schon für die Plastiden mancher *Spirogyra*-Zellen zu diskutieren hatten (Abb. 70).

Über die Resistenz der Chloroplasten der höheren Pflanzen haben z. B. BEAUVÉRIE & CORNET (1930) Mitteilungen gemacht; ferner verdanken wir BEAUVÉRIE (1928a) den Nachweis, wie empfindlich durch die Einwirkung von Parasiten die Chloroplasten der Zellen gegenüber Wasserzufuhr werden können. BEAUVÉRIE (z. B. 1928, 216) hat z. B. für die Rollkrankheit der Kartoffelpflanze die Resistenz und Empfindlichkeit der Plastiden genau geprüft; er führt die von ihm beobachteten Erscheinungen zum großen Teil auf die in der Zelle realisierten osmotischen Bedingungen zurück: die in den kranken Zellen durch Stärkebildung bewirkte Hypotonie gibt den Plastiden einen „état de fragilisation à tel point qu'un nouvel apport d'eau, même faible, provoquerait immédiatement la distension de ces plastes . . .“ (vgl. auch BEAUVÉRIE 1929).

Die Zellen vergilbender Pfirsichblätter, die rings um eine Pilzinfektionsstelle liegen (*Coryneum Beyerinckii*), bleiben nach den genannten Autoren nicht nur grün, sondern zeichnen sich bei Behandlung mit Wasser durch besondere Widerstandsfähigkeit ihrer Chloroplasten aus, indem diese in ihm nicht degenerieren.

Den Versuch, die für verschiedene Arten charakteristische ungleiche Widerstandsfähigkeit der Chloroplasten mit dem chemischen Charakter der Zellen zu erklären, hat FR. SCHWARZ (1892, 48) gemacht: Im allgemeinen tritt die Vakuolenbildung zurück, wenn die Zellen sehr reich an Gerbstoff sind (*Quercus*,

Aconitum, ältere Stengel von *Geranium Robertianum*); es ist dies ganz natürlich, sagt SCHWARZ; „denn der Gerbstoff fällt die Eiweißsubstanzen der Chlorophyllkörner und verhindert hierdurch das Aufquellen. Der Gerbstoff ist jedoch nur dann wirksam, wenn derselbe nicht zu verdünnt auf das Plasma einwirkt. Aus diesem Grunde sehen wir bei Pflanzen mit geringerem Gerbstoffgehalt, z. B. bei *Fuchsia*-Blättern, bei den Knollen von *Maxillaria picta*, die Chlorophyllkörner sehr wohl aufschwellen, und auch Vakuolen werden hier gebildet“. —



Abb. 81. Degeneration und Zerfall der männlichen Chloroplasten bei der Zygosporienbildung: *Spirogyra*. (Nach CHMIELEVSKY.)

Ganz ähnliche Vorgänge, wie sie unter abnormen Lebensbedingungen sich an den Chloroplasten abspielen, sind auch aus der normalen Zytogenese von *Spirogyra* bekannt; mit einem Hinweis auf diese wollen wir unsere Betrachtungen über die Erscheinungen der Quellung und des Zerfalls degenerierender Chloroplasten beschließen.

Abb. 81 zeigt den tropfgen Zerfall der Schraubenbänder eines männlichen Gameten von *Spirogyra*. Seit CHMIELEVSKY (1890) ist bekannt, daß in den Zygosporien nur die weiblichen

Chloroplasten erhalten bleiben, die männlichen zugrunde gehen; „das weibliche Chlorophyllband behält seine grüne Farbe, das männliche aber verfärbt sich ins gelbliche, wird dünner und zerfällt in Partikel; diese letzten, welche gelbbraunlich gefärbt sind, liegen anfänglich perlschnurartig nebeneinander, indem sie überhaupt die Richtung des männlichen Bandes beibehalten, später aber ziehen sie sich zu formlosen Häufchen zusammen, und diese letzteren gehen später aus dem Plasma in den Zellsaft über“. —



Wie Chloroplasten können auch Chromo- und Leukoplasten der Quellung und Vakuolisierung anheimfallen. Die Kleinheit der Gebilde und ihre Vergänglichkeit erschweren oftmals das entwicklungsgeschichtliche Studium ihrer Degenerationsformen.

Abb. 82. Schwellung der Chromoplasten:
Staubfadenhaare von *Tinantia fugax*.
(Nach KÜSTER.)

Die Chromo- und Leukoplasten kommen offenbar auch ohne schädigende Eingriffe der Außenwelt bereits zu vakuoliger Degeneration und erfahren im normalen Ablauf der Zytogenese ähnliche Veränderungen, wie die grünen Farbstoffträger in der pathologischen, da die ersteren in alternden, dem physiologischen Tode nahen Zellen oder in solchen, in welchen innere Umstände die Existenz der Plastiden gefährden, besonders weite Verbreitung haben und bei Vorgängen der natürlichen Reife einer starken vakuoligen Entartung anheimfallen können. Der Umstand, daß zwischen den Erscheinungen des pathologischen Zellenlebens und des an normalen Zellen sich abspielenden Alterns keine Grenzen zu ziehen sind, mag es rechtfertigen, wenn wir mit der Schilderung der pathologischen Erscheinungen einen Hinweis auf die Altersphänomene verbinden.

Als Beispiel für vakuolig degenerierte Chromoplasten nenne ich diejenigen, die sich in den Haaren der Staubblätter von *Tinantia fugax* finden (WENT 1888, 343; KÜSTER 1935a, 311): in den oberen gelben Zellen der Haare finden wir eine Fülle gelber durchsichtiger Bälle, die nichts anderes darstellen, als die vakuolig aufgetriebenen, dem Tode nahen Chromoplasten; beim Entfalten

der Blüten tritt die Vakuolisierung ein, einen halben Tag später sind die gelben Kugeln bereits zusammengefallen (vgl. Abb. 82). Bei der Fruchtreife können die Plastiden vieler chromoplastenreicher Perikarpgewebe vakuolig degenerieren (A. MEYER 1883, 45 — *Sorbus aucuparia*). Durch Zusatz von Wasser läßt sich die Desorganisation beschleunigen und das Wachstum der Vakuolen besonders weit treiben; SCHIMPER (1885, 144 usw.) beschreibt die „hohlen Kugeln“, zu welchen die Chromoplasten des Perigons von *Tulipa* bei Berührung mit Wasser werden. BEAUVERIE (1928) sieht die gelben Chromoplasten von *Ranunculus ficaria* nach Behandlung mit anisotonischen Mitteln gewaltig aufquellen; er vergleicht sie mit „énormes chondriocentes“ (1928 b, 222 — vgl. Abb. 83).



Abb. 83.

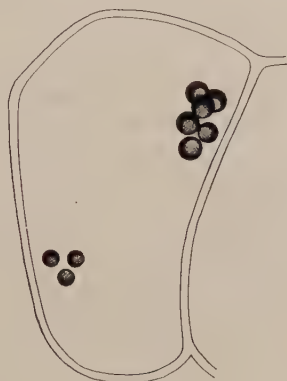


Abb. 84

Abb. 83. Vakuolisierung der Chromoplasten nach Behandlung der Zellen mit anisotonischen Mitteln: *Ranunculus ficaria*.
(Nach BEAUVERIE.)

Abb. 84. Vakuolisierte Leukoplasten aus den blassen Zellen panaschierter Blätter: *Sedum arboreum*.

Vakuolig degenerierte Leukoplasten lassen sich durch Zusatz von Wasser und andere Angriffe leicht erzielen und finden sich andererseits bereits in unbehandelten Zellen vor. Beispiele für den zweiten Fall liefern uns die blassen Zellen der panaschierten Blätter vieler Arten: entweder die Vakuolen der farblosen Plastiden bleiben klein und erscheinen oft wie feine Stichpunkte im Stroma der Plastiden (*Funkia*), oder die Vakuolen wachsen frühzeitig zu stattlicher Größe heran; selbst in den jugendlichen, noch nicht

ausgewachsenen Blättern des bunten *Sedum arboreum* findet man bis zu $20\ \mu$ (Durchmesser) große Leukoplasten, die größer sind als der Zellkern; die meisten andern gehen kaum über $3\text{--}4\ \mu$ hinaus (vgl. Abb. 84); die Plastiden enthalten je eine große Vakuole, neben der man zuweilen in dem siegelringartig geformten Stroma noch einige sehr kleine liegen sieht. Verschiedene bunte *Sedum*-Arten verhalten sich hinsichtlich der Vakuolenbildung ihrer Leukoplasten verschieden (KÜSTER 1935a, 311).

Eingehende Mitteilungen über die Beschaffenheit „albikater“ Plastiden hat zuerst ZIMMERMANN (1893, z. B. 87, 95, 98, 100, 106 usw.) gegeben; er findet Vakuolen bei den Plastiden weißer oder gelber Blattzellen häufig und stark entwickelt; bei andern Arten ist nach ZIMMERMANN „nie die geringste Spur von Vakuolenbildung“ nachzuweisen. — Frühe Mitteilungen über die Plastiden panaschierter Pflanzen haben HASSACK (1886), DALITZSCH (1886) und ENGELMANN (1887) gegeben.

Die dem Mikroskopiker wohlbekannte Vergänglichkeit vieler Leukoplasten (vgl. SCHIMPER 1885; STRASBURGER-KÖRNICKE 1913, 169) geht in erster Linie auf die Schnelligkeit zurück, mit der sie nach Präparation der Zellen einer vakuoligen Degeneration anheimfallen. Von den Autoren der französischen Zytologenschule sind die Vorgänge, die man nach Behandlung der Zellen mit Wasser oder unter dem Einfluß erhöhter Temperatur eintreten sieht, wiederholt beschrieben worden (vgl. z. B. GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933, 148; FAMIN 1931 u. a.). Die zu Bläschen aufgetriebenen Leukoplasten geben unter Umständen dem ganzen Protoplasma ein schaumiges Aussehen. Läßt man den Inhalt einer Zelle in Wasser austreten, so verwandeln sich die Leukoplasten sofort zu Blasen, deren Wände sich in feine Granula auflösen. Ein überraschendes Bild, das dem von uns für *Tinantia* gegebenen entspricht, liefern nach GUILLIERMOND (GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933, 152, Abb. 82; GUILLIERMOND 1919) die Leukoplasten aus den Epidermen des Perigons von *Tulipa* nach Übertragung der Zellen in Wasser. Leukoplasten, die in Wasser stark aufquellen, fand MOLISCH (1901) im Milchsaft von *Euphorbia lathyris*.

Leuko- und Chromoplasten neigen nach BEAUVERIE (1928b, 265) nach parasitärer Infektion in höherem Maße zur Vakuolenbildung als die Chloroplasten; letztere erfahren vorzugsweise ein „étalement et granulisation diffuse“. —

Wie die Plastiden können auch die Chondriosomen einer vakuoligen Degeneration anheimfallen — man vergleiche vor allem die zahlreichen von GUILLIERMOND und den Vertretern seiner Schule gegebenen Mitteilungen und Abbildungen (z. B. GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933; GUILLIERMOND 1934 usw.). Diese Übereinstimmung kann nicht überraschen; auch Zellkern und Protoplasma können vakuolig degenerieren. CHADEFAUD (1936, 45) sieht die Fähigkeit zur vakuoligen Degeneration oder zur Bildung „de figures myéliniformes vésiculaires“ in dem lipoproteiden Charakter der Organelle begründet.

Auch nach Färbung mit Janusgrün und anderen Farbstoffen (GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933, z. B. 388) tritt Vakuolenbildung in den Chondriosomen ein.

Für *Saprolegnia* hat GUILLIERMOND (zuletzt 1934, 44 ff., 62) die Cavulation oder Vesiculation der Chondriosomen beschrieben; die Vorgänge gleichen im wesentlichen denselben Veränderungen, die der Genannte an Leukoplasten eingehend studiert hat. Die Vakuolenbildung tritt wiederum nach Störung des osmotischen Gleichgewichtes, wie nach Erhöhung der Temperatur und bei physiologischer Degeneration ein. —

Die Beachtung vakuolig degenerierter Plastiden hat wohl die ersten Beiträge zur Pathologie der Plastiden gebracht, die sich in der Literatur nachweisen lassen; andererseits waren Quellung und vakuolige Degeneration offenbar die Vorgänge, welche von NÄGELI an (1846) bis ZIRKLE (1926) die Autoren so oft zu unzutreffenden Vorstellungen vom Bau der normalen Plastiden veranlaßt haben.

Eine sorgfältige Untersuchung der Vakuolisierung hat 1855 MOHL gegeben; er gibt auf Grund seiner Beobachtungen an *Spirogyra*, *Anthoceros*, *Vallisneria*, *Bromelia Ananas* und anderen eine eingehende Beschreibung der Veränderung, die sich bei Zutritt von Wasser zu lebenden Chloroplasten an diesen abspielen; er beschreibt das Auftreten von Vakuolen in ihnen und die Sprengung des Stromas durch die Saftbläschen; bei *Bromelia* sah er Stärkekörnchen aus dem Stroma in die Vakuolen übertreten und beobachtete ihre Molekularbewegung. Durch MOHLS Beobachtungen ist NÄGELIS Lehre von der Bläschenatur der Chlorophyllkörner (1846; 1853, 15) korrigiert worden; auch das, was GÖPPERT & COHN (1849) über die Chloroplasten von *Nitella* gesagt hatten, fand durch ihn seine Richtigstellung. Dasselbe

Phänomen der Vakuolenbildung hat HOFMEISTER (1867, 369) beschrieben.

Sehr eingehend haben sich A. MEYER (1883, 24) und FR. SCHWARZ (1892, 43) über Quellung und Vakuolisierung der Plastiden geäußert. A. MEYER spricht von zwei unterschiedlichen Arten der Quellung — bei der einen verwandeln sich die Plastiden in eine gleichmäßig trübe Masse, die Grana verschwinden, die Einschlüsse der Plastiden werden leicht sichtbar. Bei der anderen Art der Quellung tritt Vakuolenbildung ein. FR. SCHWARZ erkennt die nahen Beziehungen, die Quellung und Vakuolisierung miteinander verbinden; nur Nebenumstände entscheiden nach ihm darüber, ob der Vorgang dieser Quellung bis zur Vakuolenbildung fortschreitet oder nicht; bei manchen Gewächsen freilich bleiben nach ihm die Chloroplasten stets vakuolenfrei. — Wir sprachen oben bereits von den Einflüssen des Gerbstoffgehaltes auf die Vakuolenbildung.

Die Vorstellungen, die sich FR. SCHWARZ von den bei einer Vakuolisierung in den Plastiden sich abspielenden Veränderungen macht, entsprechen seiner Lehre von der Struktur des normalen Chlorophyllkornes, in dem er ein die ganze Plastidenmasse in Anspruch nehmendes Fibrillensystem findet; zwischen den Fäden und diese miteinander verkittend liegt eine Grundsubstanz, die quellen oder in Lösung gehen und dabei die Fibrillen deutlich sichtbar machen kann; sie scheint farblos zu sein; der Farbstoff liegt nach FR. SCHWARZ in den Fibrillen, und wo er sich besonders anhäuft, liegen MEYERS Grana; geht das Metaxin, d. i. die Grundsubstanz in Lösung, so entstehen die klaren Vakuolen; die Wände der letzteren liefert das Chloroplastin, d. i. die Substanz der Fibrillen, von der wir in einem der nächsten Abschnitte noch einmal kurz zu sprechen haben werden. Es scheint, daß auch bei FR. SCHWARZ' Erörterungen die Kenntnis vom pathologischen Verhalten die Meinung vom Bau des normalen Plastiden beeinflußt hat.

FR. SCHWARZ hat auch die von MOHL beobachtete Molekularbewegung der in die Vakuolen geratenen Körperchen wahrgenommen und aus ihrer Beweglichkeit auf den Flüssigkeitscharakter des Vakuoleninhaltes geschlossen.

4. Lipophaneroze

Außer der vakuoligen können die Plastiden noch eine anders geartete Entmischung erfahren.

Mit GUILLIERMOND, BEAUVERIE und anderen Autoren der französischen Zytologenschule bezeichnen wir als Lipophanerose einen Vorgang, bei dem ein großer oder kleiner Teil der in den Plastiden gebundenen Lipide sich von ihrem albuminoiden Substrat trennt und nach Entmischung in dem Stroma oder an dessen Oberfläche sichtbar wird, in dem die Lipide vorher submikroskopisch enthalten waren¹⁾. Der Vorgang spielt sich anscheinend in der normalen wie in der pathologischen Zytogenese, in den Plastiden normaler, noch in aufsteigender Entwicklung begriffener Zellen wie in alternden und schließlich in pathologisch veränderten Zellen ab — wenigstens sind wir nicht in der Lage, das Auftreten lipoider Tropfen normaler und abnormer Art voneinander scharf zu scheiden. Daß selbst das Auftreten öliger Tropfen in normal tätigen Plastiden ein noch unvollkommen erforschter Vorgang ist, und das Schicksal der öligen Tropfen im Stoffwechsel der Zelle noch der Aufklärung bedarf — man vergleiche A. MEYERS Untersuchungen über das Assimilationssekret und das Mesophyllsekret grüner Plastiden (1917; 1918; 1926, 324) — ist bekannt. Eine Analyse der für die Beurteilung pathologischer Lipoidbildung bedeutsamen Gesichtspunkte läßt sich zur Zeit nicht geben, obwohl namentlich seitens der französischen Zytologen (GUILLIERMOND & MANGENOT 1927, 727; vgl. auch GUILLIERMOND, MANGENOT & PLANTEFOL 1933) zahlreiche Beiträge zur Kenntnis der Lipophanerose gebracht worden sind.

Wie die Lipophanerose bei degenerierenden Chloroplasten ihren Verlauf nimmt (*dégénérescence grasseuse ou huileuse*) hat z. B. GUILLIERMOND (1919, 553) für das Perigon von *Tulipa*, *Iris* usw. beschrieben. Bei der Degeneration der Zellen füllen sich die Chloroplasten, die bisher höchstens kleine Spuren von Fett enthielten, mit kleinen Fettkügelchen, die die ganze Peripherie der Plastiden ausstatten und zuerst auf der Oberfläche der Chloroplasten sitzen; sie werden immer zahlreicher und immer größer; dann löst sich die Substanz des Chloroplasten in kleine Granula auf, zwischen welchen man noch Reste des Chlorophylls wahrnimmt. Schließlich treten Phänomene auf, die wir bereits oben als Agglutination kennengelernt haben; die Chloroplasten fließen zu großen und unregelmäßigen Massen zusammen, und ebenso

¹⁾ Der Terminus Lipophanerose stammt aus der Histochemie tierischer Organe (NOLL 1912).

vereinigen sich die Fettkügelchen zu umfangreichen Tropfen, die allmählich sich grün färben. Wie der grüne, vermag auch der gelbe Farbstoff der Plastiden in den Fettkügelchen sich zu lösen.

Wie an Chloroplasten kann Lipophaneroze auch an Chromo- und Leukoplasten auftreten.

In den Chromoplasten entstehen Fettkügelchen, die den gelben Farbstoff aufnehmen.

BEAUVÉRIE (1936) berichtet über das Verhalten der Lipochromtropfen im Dunkelfeld: sie leuchten heller in ihm auf als die Granula, die bei der von BEAUVÉRIE beschriebenen Granulation entstehen — wir sprachen schon oben von ihr (S. 46), ohne sicher zu sein, welchen Platz wir der Erscheinung in unserer Darstellung anzuweisen hätten. Unzweifelhaft bleibt trotz dem von BEAUVÉRIE angegebenen Merkmal die Unterscheidung der beiden Phänomene sehr schwierig. Bei stärkeren Angriffen erfolgt nach BEAUVÉRIE „floculation“ d. h. „coagulation en masses — on en observe des plaques amorphes irrégulières et toujours colorées jaune par le pigment“.

Auch für die Chromoplasten vegetativer Organe (Stengelparenchym von *Neottia*) wird Lipophaneroze angegeben (SCHIMPER 1885).

Über die fettige Degeneration der Leukoplasten und der Chondriosomen ist wiederum GUILLIERMOND (z. B. 1919, 552) zu vergleichen; die Phänomene sind im wesentlichen immer dieselben. BEAUVÉRIE (1928b) diskutiert die Frage, inwieweit die Vorgänge der öligen Entmischung reversibel sind, und inwieweit sich normale und pathologische Vorgänge der öligen Entmischung an ihrer Umkehrbarkeit und an dem Fehlen einer solchen unterscheiden lassen.

Fettige Degeneration der Leukoplasten (graisse de sénescence) hat für *Polytoma uvella* VOLKONSKY (1930) beschrieben.

Der Einfluß der äußeren Bedingungen ist für die Vorgänge der öligen Entartung keineswegs so eingehend erforscht worden, wie für die der vakuoligen Degeneration der Plastiden.

BEAUVÉRIE & CORNET (1929a, b) beschreiben die Wirkung der Ätherdämpfe. Die Zellen von *Helodea*, die nach 10 Minuten Ätherbehandlung am Leben sind, zeigen in ihren Chloroplasten eine feine Körnelung; später — 30 Minuten Ätherbehandlung — sind die Zellen tot, und die Chloroplasten an ihrer Oberfläche von Granulis besetzt, die ebenso über den Umriß der Plastiden hervor-

zuragen pflegen, wie es soeben für die Plastiden alternder Zellen zu beschreiben war. Nur bei *Begonia* konnte CORNET (1930 a) durch Ätherbehandlung keine Lipophanerose hervorrufen; positiv reagierten z. B. *Iris*, *Tulipa*, *Phaseolus*, *Scolopendrium*.

Ultraviolettes Licht ruft nach Angabe der genannten Autoren nur schwache Lipophanerose hervor (granulations osmioréductrices — CORNET 1933).

BEAUVÉRIE (1928 b, 269) legt bei der kausalen Erklärung der Erscheinungen der Lipophanerose wiederum Wert auf die Bedeutung osmotischer Angriffe, die das in den Plastiden herrschende Gleichgewicht stören; der genannte Zytologe will die Öltropfen pathologisch veränderter Plastiden streng getrennt wissen von dem durch synthetische Arbeit entstandenen Öl der Plastiden (1928 b, 269).

Von BEAUVÉRIE und anderen französischen Autoren ist die Lipophanerose, die nach parasitärer Infektion eintritt, mehrfach beschrieben worden. BEAUVÉRIE (1928 b) hat wiederholt auf die Bedeutung der Ölproduktion angegriffener Zellen für Ernährung und Verbreitung der Pilze hingewiesen: Das Öl der kranken Wirtszellen kommt den fremden Angreifern sehr zu-statten, so daß eine Widerstandsfähigkeit der Plastiden und ein Ausbleiben der Fettproduktion nach BEAUVÉRIE die Widerstandsfähigkeit der Wirtspflanzen hebt. Wiederholt beschrieben worden ist die Aufnahme des Chlorophylls seitens der Öltropfen, die sich in infizierten Pflanzenteilen finden (s. u. S. 129).

5. Entquellung

Durch wasserentziehende Mittel bringt man wie das Protoplasma, so auch die in ihm liegenden Plastiden zur Entquellung. Es mag schwer sein, bei kleinen Chlorophyllscheibchen sich über eine durch Entquellung veranlaßte Volumenabnahme Rechenschaft zu geben; in günstigen Fällen wird man aus dem optischen Verhalten der Stärkekörner, die bei Plasmolyse sofort unsichtbar werden, auf Entquellung der Plastiden schließen dürfen (*Trichomanes*). HEITZ (1936 b, 145) erwähnt, daß hier und da an einzelnen Chloroplasten die von ihm beschriebene Granastruktur besonders deutlich, die Färbung der Grana intensiver grün werden kann, andererseits in den Plastiden völlig farblose Anteile des Stromas erkennbar werden; möglicherweise ist hierbei eine Entquellung der Grana und des Stromas im Spiel. Leichter ist die Ent-

scheidung, ob Entquellung vorliegt, gegenüber den umfangreichen Chloroplasten mancher Konjugaten.

Plasmolysiert man Zellen von *Closterium*-Arten, so werden — auch bei Verwendung von Zellen gleicher Spezies und derselben wasserentziehenden Mittel — oft in demselben Präparate unterschiedliche Plasmolyseformen erkennbar: entweder die



Abb. 85. Kontraktion des Zellenleibes und Knitterung der Plastiden nach Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln: *Closterium*-Arten; *a*—*c* verschiedene Plasmolyseformen in $n\text{-KNO}_3$.

Protoplasten verkürzen sich in n -Lösungen um ungefähr $\frac{1}{3}$ ihrer Länge, während in der Mitte der Zelle ihre Breite zunächst noch unverändert bleibt (Abb. 85*a, b*) — oder die Protoplasten lösen sich allseits von der Membran ab, und die Abnahme ihrer Länge bleibt daher gering (Abb. 85*c*).

Die Plastiden geben offenbar beträchtliche Mengen von Wasser ab. Die auf ihrer Oberfläche streichenden Leisten zeigen deutliche Fältelung (Abb. 85); senkrecht der Zellenlängsachse verlaufen

Querfalten, die die Rindenschicht der Plastiden wirft. Die ganze Oberfläche kann von längsverlaufenden Fältelungen bedeckt sein; die Umrisse der Plastiden zeigen knitterige, zackige Linien.

Um auch an den kleinen Plastiden der höheren Pflanzen weitgehende Entquellung und starke Volumenabnahme beobachten zu können, wähle man die Blattepidermen von *Orchis*-Arten; auf Zusatz eines Plasmolyticum reagieren die Leukoplasten mit deutlicher Verkleinerung; ihr Lichtbrechungsvermögen nimmt bei der Entquellung deutlich zu, ihre Umrisse erfahren allerlei Deformationen (KÜSTER 1911, 363). —

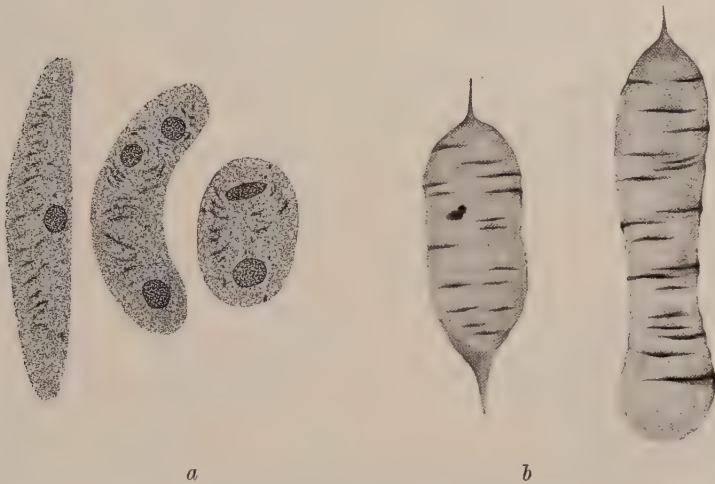


Abb. 86. Gestreifte Plastiden. *a* *Bryopsis*, Plastiden aus alternden Kulturen; *b* *Spirogyra*, geschwollene Plastiden aus 1% dehydrocholsaurem Natrium.

Entquellung erfolgt, wie wir annehmen dürfen, an Plastiden auch unter anderen Umständen — vielleicht auf dem Wege der Synärese unter dem Einfluß verschiedener Agentien der Außenwelt wie spontan beim Altern der Stromakolloide. Eine Erscheinung, die ich auf ungleichmäßige Entquellung und auf Fältelung der Plastiden zurückführen möchte, sind als Streifungen der Plastiden einigen Autoren aufgefallen.

In alternden Kulturen von *Bryopsis* habe ich gelegentlich Plastiden gefunden, die streckenweise durch parallel gerichtete Streifungen oder durch solche, die zu den Pyrenoiden irgendwie gesetzmäßig orientiert schienen, sich auffällig machten (Abb. 86*a*).

Ähnliches ist mir bei *Spirogyra* begegnet. Abb. 86b zeigt Streifungen stark gequollener Plastidenstücke; die Streifen können zuweilen einander viel dichter folgen, als es hier dargestellt ist, so daß sich die Plastiden mit einer gleichmäßigen parallelen, zur Längsachse der Plastiden senkrecht verlaufenden Schraffierung bedecken.



Ich glaube, diese Erscheinungen in eine Reihe mit denjenigen stellen zu sollen, die ROSANOFF vor vielen Jahrzehnten an *Bryopsis* beobachtet hat, und welchen hiernach auch HOFMEISTER (1867, 369), SCHMITZ (1882), SCHIMPER (1885) und BERTHOLD (1886) ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben. Es ist mir nicht zweifelhaft, daß mir bei meinen Gießener *Bryopsis*-Kulturversuchen wiederholt dieselben Strukturen vorgelegen haben: Es handelt sich — nach den von HOFMEISTER veröffentlichten Abbildungen zu schließen — bei ROSANOFFS Funden um eine zarte Strichelung der Plastiden: entweder sieht man eine rautenartige Felderung entstehen, die durch zwei sich schiefwinklig schneidende Liniensysteme zustande kommt, oder um radial gestellte Linien, deren Verlauf an das Bild einer geschlossenen Irisblende denken

Abb. 87. Gequollene und meridional gestreifte Plastiden: *Bryopsis*.

läßt. Solche Strukturen sah ROSANOFF an *Bryopsis*-Plastiden, die durch Behandlung mit hypotonischen Medien zum Quellen gebracht worden waren.

Mit Abb. 87 wird versucht, die von mir beobachteten gequollenen und gestreiften Chloroplasten von *Bryopsis* zu veranschaulichen. Höchst auffallend ist das Bild, das zustande kommt, wenn in einem *Bryopsis*-Schlauch einige hundert Plastiden die gleiche sonderbare Rädchenstruktur annehmen, die offenbar auch ROSANOFF gesehen hat. Beim Heben und Senken des Tubus kann der Mikroskopiker den regelmäßigen meridionalen Verlauf der Strichelung verfolgen, an manchen Plastiden ihre Richtung plötzlich umspringen sehen.

Von sehr vielen *Bryopsis*-Präparaten, die ich untersucht habe, zeigten in Gießen nur wenige das in Rede stehende Phänomen, — und zwar, wie mir schien, wohl nur dann, wenn die Plastiden nicht nur zur Quellung gebracht, sondern auch leichtem mechanischen Druck ausgesetzt worden waren.

Ich halte die beschriebenen Strukturen für den Ausdruck einer zarten Fältelung, den die Oberfläche der Stromasubstanz — vermutlich nach Entquellung — erfahren hat. Bei zahlreichen gestrichelten Plastiden konnte ich eine Art Polfeld beobachten, an dem die Strichzeichnung fehlte; vielleicht kommen solche Felder durch Bersten einer Oberflächenschicht zustande, so daß wir die hier behandelten Plastiden hinsichtlich des Schicksals der äußeren Stromaschichten und vielleicht der gesamten Stromareste mit denjenigen vergleichen dürfen, die in Abb. 76 darzustellen waren. Möglicherweise haben die von uns als Polfelder bezeichneten Areale auch ROSANOFF schon vorgelegen (vgl. HOFMEISTER 1867, Abb. 58, 2). Ob die von ROSANOFF gesehenen und abgebildeten rhombischen Felderungen (vgl. HOFMEISTER a. a. O. Abb. 58, 1) auf schraubig einen durchsichtigen oder durchscheinenden Plastiden umwindende Streifungen derselben Art zurückzuführen sind, konnte ich an meinem Material nicht entscheiden.

HOFMEISTERS Meinung von dem hier beschriebenen Sachverhalt ist diese. „Es ist bis jetzt nur ein Fall bekannt, in welchem Chlorophyllkörper Andeutungen einer Differenzierung ihrer peripherischen Schichten in Areolen verschiedener Dichtigkeit erkennen lassen; eine Differenzierung, welche analog der gleichen von Zellhäuten auf der Flächenansicht als Gitterung, auf der Durchschnichtsansicht als radiale Streifung sich darstellt.“

SCHMITZ (1882, 31) sieht in derselben Zeichnung „dieselbe feinporöse Beschaffenheit, die bei allen Chromatophoren mehr oder weniger deutlich beim langsamen Absterben hervortritt, nur erscheint die schwammig poröse Struktur der absterbenden Chromatophoren hier zunächst viel regelmäßiger als in anderen Fällen und dadurch besonders auffallend“.

SCHIMPER (1885, 157) mißt denselben Strukturen der *Bryopsis*-Plastiden größere Bedeutung zu. Er findet übrigens dieselben Strukturen bei zahlreichen anderen Gewächsen wieder, besonders auffallend z. B. bei *Anthoceros*, und vergleicht sie mit den Streifungen, die KLEBS an den Chloroplasten von *Euglena deses* (1883,

267) durch mechanischen Druck hervorrufen konnte; die oft zitierten Beobachtungen von KLEBS haben dadurch ihr besonderes Interesse, und das von ihm studierte Objekt behält auch heute noch dadurch eine einzig dastehende Bedeutung, daß an ihm Strukturen willkürlich hervorgerufen werden konnten, solange die Zelle und ihre Plastiden noch leben, und daß die künstlich hervorgerufenen Streifungen binnen einigen Stunden wieder verschwinden; durch mechanischen Druck, „der oft wie ein Quellungsmittel wirkt“, werden Streifungen hervorgerufen; einige Stunden nach Aufhören des Druckes ist das frühere Aussehen der Plastiden restituiert. „Ich glaube — sagt SCHIMPER — daß spätere Untersuchungen diese merkwürdigen Erscheinungen in hohem Grade beachten müssen werden.“

BERTHOLD (1886, 54) hat in Neapel wiederholt dieselben Streifungen wahrgenommen, wenn auch nicht so regelmäßig ausgebildet, wie sie bei HOFMEISTER und SCHIMPER abgebildet worden sind; BERTHOLD „kann in ihnen nichts anderes sehen, als den Ausdruck von Entmischungsvorgängen, die durch das eindringende Wasser im Chlorophyllkörper hervorgerufen werden. Der annähernd radiale Verlauf der Streifung muß durch das von außen nach innen vordringende Wasser hinlänglich begründet erscheinen“.

Nach HABERLANDT (1888, 293) sind die Streifungen der *Selaginella*-Plastiden den für *Bryopsis* bekannten gleich zu stellen.

Der Vergleich der ROSANOFFSchen Strukturen mit einfacheren Streifungen ähnlicher Art hat mich zu der Meinung geführt, daß es sich auch bei ihnen um Fältelungen handelt, die eine — vielleicht schon absterbende oder abgestorbene — periphere Schicht des Stromas erfährt (KÜSTER 1935a, 289). Mit dieser Annahme ist die Bildung der „Polfelder“, in welchen ich Reißstellen zu sehen glaube, ebensogut vereinbar, wie die an den Chloroplasten von *Spirogyra* beobachtete Parallelstrichelung. Meine Bemühungen, an *Anthoceros* ähnliches wiederzufinden, waren bisher vergeblich. Indessen beobachtete ich bei *Caulerpa prolifera*, daß die Chloroplasten nicht anders als bei *Bryopsis* Irisblendenstruktur annehmen können. Daß so viele Präparate von *Caulerpa*, die ich in Gießen untersucht habe, das erwartete Phänomen nicht zeigten, und daß nur ausnahmsweise die ROSANOFFSche Meridionalstrichelung erschien, kann uns nach der Ungleichmäßigkeit so vieler früher beschriebener Reaktionsweisen und Degenerationsbilder der Plastiden nicht mehr überraschen.

Ob auch manche der von FR. SCHWARZ (1892) beschriebenen fibrillären Chloroplastenstrukturen in denselben Kreis von Erscheinungen gehören, mag unentschieden bleiben. —

Die von KLEBS beobachteten Streifungsphänomene scheinen sich von den anderen auch dadurch zu unterscheiden, daß bei seinem Objekt nicht Entquellung, sondern Quellung zur Bildung von Falten führt.

Ich möchte in diesem Zusammenhange auf gewisse Runzelbildungen hinweisen, die DOUTRELIGNE (1935, 891) für die Chloroplasten von *Cabomba* beschrieben hat. Zuweilen sieht man diese annehmen „l'aspect rugueux d'un noyau de pêche ou d'un albumen ruminé“. DOUTRELIGNE hält diese Oberflächenstrukturen für pathologisch, indessen für reversibel. Ein zuverlässiger Beweis für die hier in Anspruch genommene Umkehrbarkeit könnte freilich nur durch Dauerbeobachtung einer Zelle erbracht werden. Sollten sich die Angaben bestätigen, so hätten wir in den von DOUTRELIGNE beobachteten „Pfirsichkernplastiden“ ein Analogon zu dem von KLEBS künstlich zur Streifenbildung gebrachten Plastiden vor uns. DOUTRELIGNE findet, daß auch durch Behandlung mit LEWITZKYS Fixiermittel ganz ähnliche Runzelbilder zustande kommen. — Starke Volumenabnahme konstatierte DOUTRELIGNE (1935, 890) an den Chloroplasten absterbender oder toter Zellen von *Cabomba*; die Erscheinungen werden oft begleitet von dem Austritt eines kleinen Stärkekörnchens aus den Plastiden.

Auf die Strichelung der Plastiden sind in neuester Zeit HEITZ (1936) und WEBER (1936 b) zurückgekommen. HEITZ erklärt sich das Auftreten von Streifungen dadurch, daß die von ihm angenommenen scheibchenförmigen Chlorophylleinschlüsse der Plastiden sich in Kantenstellung zeigen und dadurch dem Plastiden eine gestrichelte Zeichnung aufnötigen. WEBER hat seine Untersuchungen an den Chloroplasten von *Polygonatum* durchgeführt; „besonders auffallend — sagt WEBER — ist die schraubige Stellung der Streifen, die so angeordnet sind, daß die Chloroplasten wie eine zugezogene Irisblende von oben gesehen aussehen“; es kann kein Zweifel bestehen, daß WEBER dieselben Strukturen vor sich gehabt hat, wie ROSANOFF und ich bei der Untersuchung der *Bryopsis*-Plastiden. WEBER ist geneigt, das von ihm beobachtete Strukturbild auf Falten und Runzeln der Chloroplastenoberfläche zurückzuführen.

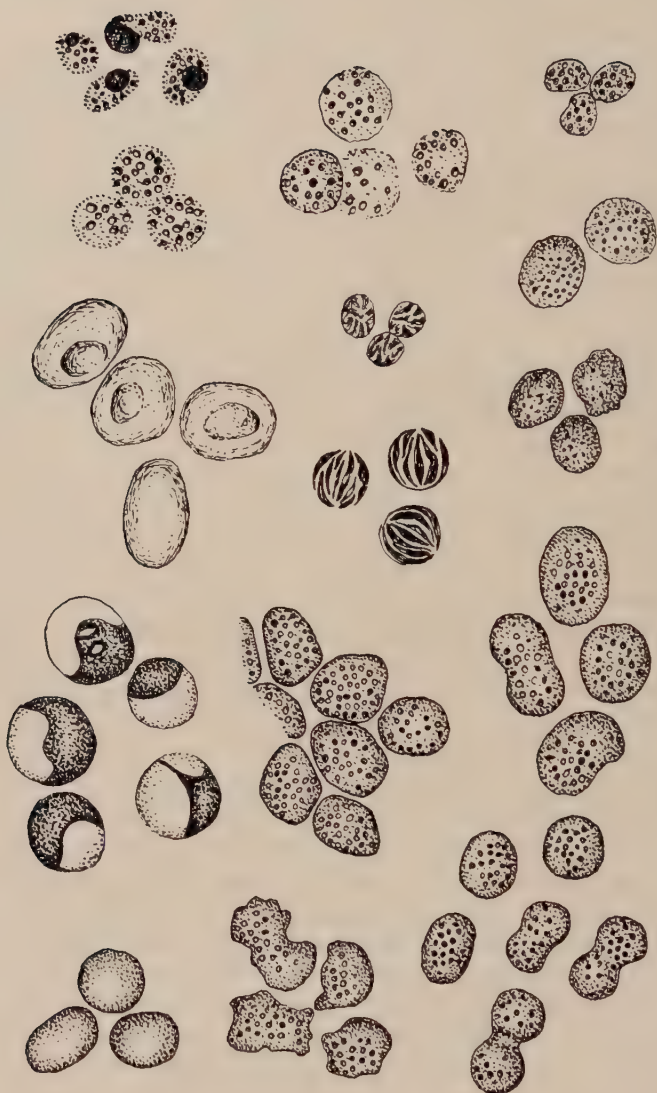


Abb. 88. Quellung, Vakuolisierung, Schrumpfung, Fältelung
der Chloroplasten unter dem Einfluß ultravioletter Strahlen.
(Nach NADSON & ROCHLINE.)

Mit Abb. 88 gebe ich eine Reihe von Degenerationsformen wieder, die NADSON & ROCHLINE (1928a) durch Bestrahlung mit ultravioletttem Licht erzielt haben, da ich unter ihnen auch „gestreifte“ Plastiden erkennen zu können glaube.

6. Nekrose

Alle Vorgänge, die wir als pathologische Strukturveränderungen zu beschreiben gehabt haben, führen früher oder später zum Tod der Plastiden; weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten festzustellen, in welchen Phasen der degenerativen Entwicklung der Tod eintritt, und welche Umstände ihn früher oder später erfolgen lassen, und welche Symptome ihn begleiten und kenntlich machen.

Im folgenden mögen einige Fälle der Nekrose der Plastiden Erwähnung finden, die durch besondere Vorgänge der stofflichen Umwandlung der Plastiden gekennzeichnet werden.

WEBER (1925) hat auf die Wirkung des Kupferions hingewiesen: in *Spirogyra*-Zellen, die in kupferreichem Wasser kultiviert werden, erstarren die Chloroplasten derart, daß sie durch Zentrifugenbehandlung nicht mehr in der für unbehandelte Zellen charakte-

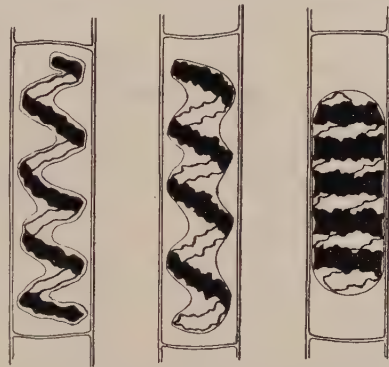


Abb. 89. Erstarrung der Plastiden und Schraubenplasmolyse unter dem Einfluß von Kupfer: *Spirogyra*. (Nach WEBER.)

ristischen Art und Weise zusammengeschoben werden können, und bei Plasmolyse ihre Schraubenform erhalten bleibt, so daß diese dem Protoplasten selber Schraubenform aufnötigt (WEBERS Schraubenplasmolyse — vgl. Abb. 89).

Das Protoplasma zeigt bei diesen Vorgängen der Kontraktion noch keine Anzeichen starker Schädigung, wenn die Chloroplasten bereits das geschilderte hohe Maß von Erstarrung aufweisen.

Wir kommen noch einmal auf die modellierende Wirkung zurück, welche Vakuolen des Protoplasmas auf pathologisch veränderte Plastiden haben können. Eine solche formende Wirkung bleibt aus, wenn die Plastiden normale oder übernormale Festigkeit haben. In Lösungen von Kupfersulfat sieht

man binnen weniger Minuten das Protoplasma der *Spirogyra*-Zellen vakuolig werden, die Form der Schraubenbänder bleibt unbeeinflusst.

Beobachtungen über die Erstarrung, welche Protoplasma und Plastiden unter dem Einfluß mechanischen Druckes und erhöhter Temperatur erfahren können, hat LEPESCHKIN (1910, 1937, 17, 77) in Kürze mitgeteilt. Nach seinen Feststellungen liegt die Koagulationstemperatur für die Chloroplasten von *Spirogyra* 3—4° tiefer als für die Plasmamembran der gleichen Species.

Bei der Nekrose von Prothalliumzellen, deren Chloroplasten einer Agglutination anheimgefallen sind, bekommen die Plastiden — Herr Dr. FRITZ, Gießen, legte mir seine Präparate vor — eine starre, dünne Hülle, die kalter Schwefelsäure widersteht. Untersuchungen über die hohe Widerstandsfähigkeit normaler Chloroplasten gegenüber Schwefelsäure hat BIEDERMANN (1918, 602 ff. — *Helodea*) angestellt.

Auf die Erstarrung der Plastiden kann Bruch folgen: die Plastiden zerfallen in große oder kleine mit scharfkantigen Rändern aneinander grenzende Stücke, die in ihrer Form lange unverändert erhalten bleiben. Bei *Spirogyra* kann man solchen Bruch der Plastiden unter Bedingungen verschiedenster Art beobachten — in alternden Kulturen wie nach Behandlung mit schädigenden Mitteln. Die Form der Schraubenbänder kann der normalen sehr ähnlich bleiben, wenn dem Bruche nicht eine auffällige Verschmälerung der Bänder, d. h. eine Kontraktion in der Querrichtung vorausgeht; es gibt Fälle, in welchen nur Plastiden zu Bruch gehen, die bereits stark verfärbt waren; in anderen Fällen weisen auch die Bruchstücke noch normales Grün auf und können es noch lange bewahren. Abb. 90a zeigt zerbrochene Plastiden, deren Bruchstellen zum großen Teil in einer achsenparallelen Geraden liegen.

Bei starker Zersplitterung der Plastiden und starker Kontraktion der Zelle oder des absterbenden Protoplasten können die starren Stücke der Plastiden übereinandergeschoben werden oder zu zickzackartigen Gruppen sich stauchen (Abb. 90b—d).

Wie in so vielen anderen unserer Versuchsserien waren auch in denjenigen, die der Beobachtung der Erstarrung und des Bruches der Plastiden gewidmet waren, die Ergebnisse sehr unterschiedlich; selbst in benachbarten Zellen zeigte das Verhalten

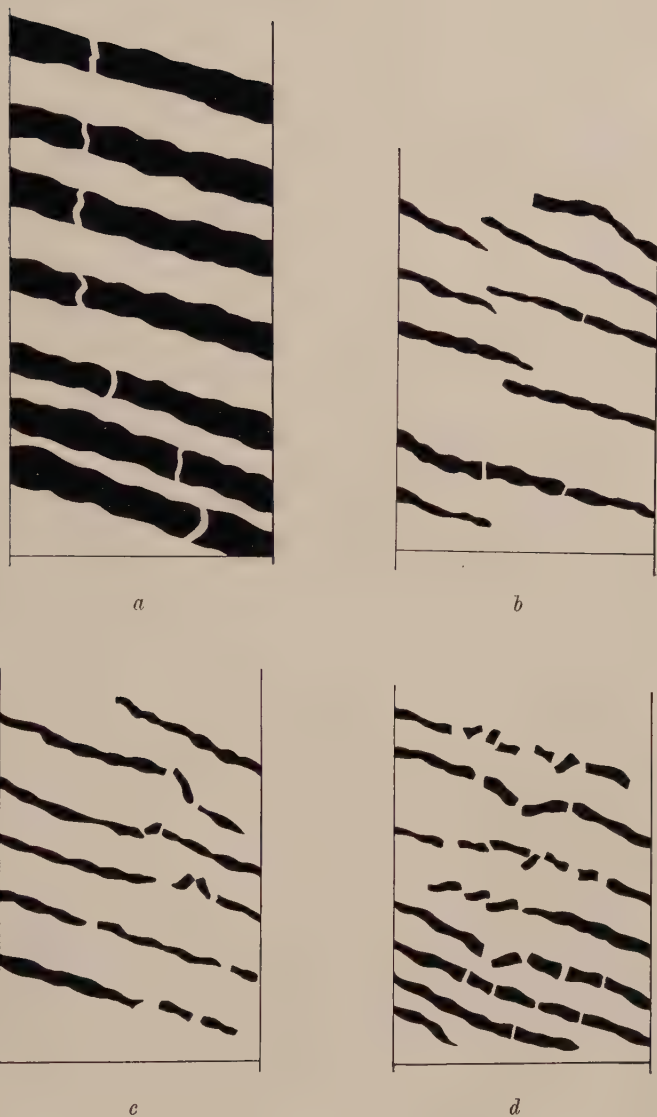


Abb. 90. Bruch der Plastiden: *Spirogyra*. *a* nach vierstündiger Behandlung mit 0,5% dehydrocholsaurem Natrium + $\frac{n}{2}$ Rohrzucker; *b*—*d* in 0,1% AlCl_3 .

der Plastiden weitgehende Unterschiede — Erstarrung und Bruch in einigen Zellen, Quellung und tropfigen Zerfall in den benachbarten. —

Es ist bekannt, daß absterbendes Protoplasma zu fester gallertiger, zäher oder spröder Masse werden kann, die ähnliche Reaktionen geben kann, wie die Substanz der Zellwände; wir sprechen von zellulöser Degeneration.

Sind auch die Plastiden einer solchen oder einer ähnlichen Degeneration fähig?

Hierüber ist bisher kaum etwas Zuverlässiges ermittelt worden; vielleicht ist auch nur selten die Aufmerksamkeit der Zytologen dieser Frage zugewandt gewesen. Welche physikalischen und chemischen Eigenschaften die bei *Caulerpa* (KÜSTER 1932 a) und *Bryopsis* (KÜSTER 1933 b) von zellulös degeneriertem Protoplasma eingeschlossenen Plastiden annehmen, bedarf der Erforschung; die Chloroplasten liegen in der anisotropen Plasmamasse in schlierenartigen Zonen und Streifen (vgl. W. & H. SCHWARTZ 1930, Abb. 1), zeigen aber keine Strukturen besonderer Art.

Vielleicht ist es lohnend, die an Chloroplasten zuweilen reichen Protoplasmaeeste, die an der Insertionsstelle der Fiedern von *Bryopsis* zwischen zwei Membrankappen eingeschlossen liegen und absterben und erhärten, nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten näher zu untersuchen. Die an künstlich kultiviertem Material ausgeführten Beobachtungen lieferten keine nennenswerten Ergebnisse.

PFITZER (1872) fand bei einer Untersuchung der von *Ancylistes closterii* befallenen *Closterium*-Zellen, daß bei der Tötung der Wirtszellen keine Verfärbung der Plastiden eintritt; vielleicht ist bei dieser „Mumifikation“ eine Art Gerbung im Spiele, durch die die Plastiden konserviert werden (KÜSTER 1935 a, 313). —

In der Literatur finden sich mehrfach Angaben über wohl-erhaltene Chloroplasten, die nach Meinung der Autoren die übrigen Bestandteile der Zelle tagelang, ja, monatelang überleben können. REINKE fand solche (1880, 62) in *Cucurbita*-Gewebe, das von *Pleospora* durchwuchert und zerstört worden war; ähnliches teilt LUBIMENKO mit (1926; vgl. auch PRIESTLEY 1929). Vielleicht ist die Meinung derer zutreffend, die in den wohlerhaltenen Plastiden die Wirkung eines mit natürlichen Mitteln erreichten Fixierungsvorganges sehen; von einem solchen spricht auch BEAUVERIE gegenüber den Fällen, in welchen er unter der Einwirkung von

Parasiten die Wirtszellen sterben, die Plastiden aber erhalten bleiben sah (1928 b, 275). —

Am Aufbau der „Inklusionen“, die von den Autoren in den Zellen mosaikkranker Pflanzen beobachtet und von vielen für Parasiten erklärt worden sind (vgl. z. B. KÜSTER 1935a, 93; DUFRÉNOY 1932), sind vielleicht auch stofflich stark verwandelte Plastiden beteiligt. Näheres über Natur und Zustandekommen der als Inklusionen oder als x-bodies bezeichneten oder mit anderen Verlegenheitsnamen bedachten Gebilde ist nicht bekannt. —

Die Entstehung von Farbstoffkristallen, die man an Chloroplasten unter der Einwirkung der verschiedensten Faktoren beobachtet hat, die Verwandlung der Chloroplastensubstanz in Myelinfiguren, Sphärokristalle usw. sind Erscheinungen, die die Chemie und Physik des Chlorophylls stärker betreffen als die Pathologie der Plastiden; sie dürfen hier unerörtert bleiben. Wegen der Farbstoffkristalle verweise ich z. B. auf LIEBALDTS Abbildungen (1913), wegen der Myelinfiguren auf WEBER (1933) und MENKE (1934).

Anhang

FARBWECHSEL

Für den Zytopathologen gewinnen die Plastiden dadurch ihre besondere Bedeutung, daß diese vielen Angriffen besonders leicht erliegen und selbst auf diejenigen schädigenden Faktoren leicht erkennbar reagieren können, welche zunächst an Protoplasma und Zellkern keine nachweisbaren Veränderungen bewirken.

Besonders empfindlich sind die Plastiden und namentlich die Chloroplasten hinsichtlich ihrer Farbe: Der Chlorophyllgehalt kann unter Umständen, die nicht nur der Zelle ihr Leben und ihre Entwicklungsfähigkeit lassen, sondern auch die Teilungsfähigkeit der Plastiden uneingeschränkt erhalten, Veränderungen erfahren, die schon für den makroskopisch arbeitenden Beobachter leicht zu kontrollieren sind; die Farbe der Chloroplasten ist in sehr vielen Fällen ein außerordentlich empfindlicher und für den Phytopathologen besonders wertvoller Indikator, der über den Gesundheitszustand der Zelle Auskunft geben kann.

Die Leichtigkeit, mit der selbst geringe Abweichungen des Farbstoffgehaltes der Chloroplasten von seiner Norm festzustellen sind, macht es erklärlich, daß so viele Forscher gerade diesem Merkmal ihre Aufmerksamkeit zugewandt haben. Der Zellenmorphologe wird es indessen beklagen müssen, daß über der Feststellung der Färbung der Organe die Erforschung der Zellen und ihrer Plastiden oftmals in den Hintergrund getreten ist, so daß aus der umfangreichen Literatur, die über die Färbung der unter abnormen Lichtverhältnissen herangewachsenen und abnorm gefärbten Pflanzen, der unter abnormer Ernährung leidenden und der von Parasiten tierischer und pflanzlicher Herkunft besiedelten Gewächse, über die Farbtöne der Gallengewebe, der Viruskranken und der Rauchgeschädigten, der von Chlorophylldefekten betroffenen Sorten usw. berichtet, für unsere der

Plastidenmorphologie gewidmeten Fragestellungen nicht viel zu gewinnen sein wird, so inhaltsreich und wertvoll diese Literatur auch für den Genetiker und namentlich den Vertreter der angewandten Phytopathologie sein mag.

Abnorme Färbung der Plastiden kommt vornehmlich auf einem der nachfolgend genannten Wege zustande:

1. durch Hypoplasie, d. h. die normale Farbstoffausstattung bleibt unvollkommen;
2. durch Zerstörung des Plastidenfarbstoffes;
3. durch abnormen Verlauf der die Metamorphose der Plastiden kennzeichnenden Farbwechselvorgänge;
4. durch abnorme Verteilung des Farbstoffes in den zur Teilung schreitenden Plastiden.

Über die Abhängigkeit abnormer Chloroplastenfärbung von äußeren Bedingungen sind wir am besten vielleicht für diejenigen Fälle informiert, in welchen wir die Zerstörung des Chlorophylls unter der Einwirkung des Lichtes unmittelbar vor unseren Augen vor sich gehen sehen. Daß Chloroplasten bei allzu intensivem Lichte bleichen und oftmals in kurzer Zeit völlig farblos werden, dabei freilich auch ihr Leben lassen, ist seit BATALIN (1874) und PRINGSHEIM (1881) wiederholt untersucht worden. PANTANELLI (1904, 188) legt Wert darauf, festzustellen, daß gebleichte Plastiden nicht wieder ergrünen können; er fand vielmehr, daß sie vom umgebenden Protoplasma verdaut werden können. MONTFORT & NEYDEL (1928, 835) sahen in belichteten Blattzellen von *Trichomanes* bei Tangentialwandstellung die Chloroplasten der Innenwand grün bleiben, während die an der Außenwand liegenden dem Licht stärker ausgesetzten verbleichen. BERTHOLD machte entsprechende Feststellungen für Rotalgen (1882, 575).

Auf die Plastiden der unter abnormem Mineralstoffwechsel leidenden Zellen ist neuerdings GRIESSMEYER (1930) mit seinen dem Eisengehalt der Plastiden chlorotischer, etiolierter und panschiierter Pflanzen gewidmeten Untersuchungen eingegangen; auch die abnorm kleinen Plastiden der Fe-frei gezogenen Pflanzen fand GRIESSMEYER nicht Fe-frei.

Langsam fortschreitende Entfärbung, die das Leben der Plastiden unangetastet läßt, kann man am besten an künstlich kultivierten einzelligen Algen untersuchen. In alternden Kulturen von *Bryopsis* oder von *Codium bursa* werden die Chloroplasten

schließlich völlig farblos, können aber ihre Entwicklung (*Codium*) noch in normaler Form fortsetzen.

Den Rückgang der Färbung der in chlorophylltragenden Organen liegenden Plastiden muß man in sehr vielen Fällen als die Wirkung innerer Bedingungen ansprechen — so für die Plastiden chlorotischer, panaschierter, mosaikkranker Pflanzen, für die Zellen vieler Kallusgewebe, der weitaus meisten Gallen, der hyperhydrischen Wucherungen usw.; man hat die Reduktion des Chlorophylls mit intrazellularen Enzymwirkungen in Zusammenhang gebracht; von WOODS (1899) bis zu RISCHKOW & KARATSCHESKY (1932) haben sich sehr zahlreiche Autoren mit der Frage beschäftigt, ohne dabei zunächst zur Ätiologie des Plastidenfarbwechsels entscheidende Beiträge bringen zu können.

Die abnorme Färbung der Plastiden, die etiolierten Pflanzen ihr charakteristisches Aussehen gibt, ist mehr eine Folge der Ernährungsbedingungen, die beim Lichtmangel eintritt, als unmittelbar auf diesen zurückführbar.

Der Einfluß von Parasiten auf die Färbung der von ihnen befallenen Pflanzenorgane äußert sich in einer Hemmung der Chlorophyllbildung selbst dann, wenn unter dem Einfluß der Infektion die Zellenproduktion stark gefördert wird (Gallenbildung). Viele Male hat das „green island“-Phänomen die Aufmerksamkeit der Phytopathologen auf sich gelenkt: Die Infektion durch Pilze oder Tiere führt zu einer Konservierung des grünen Farbstoffes unmittelbar in der Nähe der Infektionsstelle, so daß auf einer vergilbenden Blattfläche grüne Streifen oder „grüne Inseln“ erscheinen (Literatur z. B. bei KÜSTER 1925, 272; 1935a, 281; RICE 1935). Manche Autoren haben versucht, eine stimulierende Wirkung der Parasiten oder der von diesen befallenen Zellen anzunehmen. Nachdem sich hat zeigen lassen, daß auch eine Verwundung und überhaupt jede Sperrung der Leitungsbahnen dieselbe Erscheinung hervorrufen kann, liegt m. E. kein Grund vor, auf hypothetische, spezifische enzymatische Wirkungen bei den Erklärungsversuchen einzugehen. Es muß erwähnt werden, daß die Plastiden keineswegs auf alle Parasitenangriffe mit einer Änderung ihrer Farbstoffproduktion reagieren: neben der großen Mehrzahl derjenigen Infektionen, die zu einer Störung und Minderung des Chlorophylls führen, kennen wir auch Erscheinungen, an deren pathologischem Charakter nicht zu zweifeln ist, und die durch eine Förderung des Chlorophyllgehaltes der

Zellen oder doch durch unverminderten Fortbestand der grünen Farbe gekennzeichnet werden; einige Gallen, die durch ihren Reichtum an wohlentwickelten Plastiden auffallen, habe ich oben bereits genannt (vgl. S. 26; s. ferner DUFRÉNOY 1926 über *Puccinia asphodeli* auf *Asphodelus subalpinus*); von CORNETS Nachweis der „suractivité“ infizierter Zellen sprachen wir S. 26.

Vererbare innere Faktoren bewirken die von den Genetikern namentlich an *Zea*, *Oryza* und anderen Monokotyledonen oft untersuchten Chlorophylldefekte (Literatur z. B. bei HAAN 1933 und RISCHKOW 1935). Mit ZIRKLE (1929) dürfen wir annehmen, daß Hypoplasie und Degeneration im Schicksal der abnorm gefärbten Plastiden sich kombinieren. —

Als Chlorophyllolyse bezeichnet LIEBALDT ein vorgeschrittenes Stadium der Zerstörung grüner Plastiden durch Alkoholbehandlung (30% Äthylalkohol, 40% Methylalkohol); es sammeln sich grüne Tropfen in und neben den Plastiden, diese selbst entfärben sich. Plastiden, die fettähnliche Assimilationsprodukte enthalten, oder herbstlich vergilbte nehmen den durch Entmischung freigewordenen Farbstoff in ihren fettähnlichen Tropfen auf; bei noch höherer Alkoholkonzentration entstehen in denselben große und kleine dunkelgrüne Kristalldrüsen, daneben rotgelbe Kristallnadeln oder -plättchen, welche die gelbe Farbstoffkomponente der Chloroplasten liefert (Äthylalkohol 50%, Methylalkohol 60—70%). LIEBALDT hat diese Bildungen eingehend beschrieben und abgebildet (1913, 79).

Als Chlorolyse bezeichnet SAVELLI (1933) die Abgabe des Chlorophylls seitens des Stromas, wie sie in alternden Zellen oder unter dem Einfluß von Parasiten sich abspielen kann: der Farbstoff wird an einen extraplastidialen Ort gebunden. Er bleibt wenigstens z. T. unzerstört und „emigra in sede impropria“; die Plastiden bleiben zunächst noch erhalten. Namentlich die Lipoidtropfen nehmen den Farbstoff auf (*Aloe*); bei den „Elaeochloroplasten“ von *Cephalocereus euphorbioides* und *C. scoparius* liegt der pigmentspeichernde Lipoidtropfen in den Plastiden selbst. —

Schließlich sei mit einigen Worten noch auf denjenigen Teilungsmodus der Chlorophyllkörner hingewiesen, der in der Literatur wiederholt als *Hartwegia*-Typus beschrieben wurde. Zuerst in den Luftwurzeln von *Hartwegia*, später auch an anderen

Objekten wurde die Bildung einer blassen Mittelzone in dem biskuitartig eingeschnürten Chloroplasten (vgl. Abb. 91). beobachtet.

Dasselbe fand SCHIMPER (1885) bei *Iris*, ich selbst (1904) bei *Funaria* (vgl. ferner MIKOSCH 1877 und A. MEYER 1883). Wir

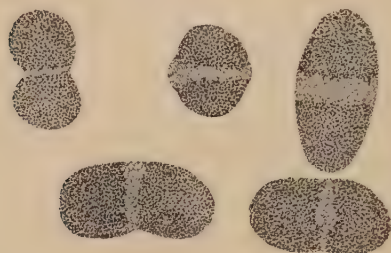


Abb. 91. Teilung von Chlorophyllkörnern nach dem Hartwegiatypus: In der Mitte der Chloroplasten ist vor der Teilung eine schwach gefärbte Mittelzone sichtbar: Luftwurzeln von *Hartwegia*.

dürfen annehmen, daß ein in der Mitte sich entwickelnder Zuwachs der Stromasubstanz zunächst nicht so reich an Farbstoff ist, wie die älteren Teile an den Polen des Plastidenkörpers. Nach HEITZ (1936b, 146) ist die blasser Mittelzone völlig frei von Granis.

Literatur

- BATALIN, A. 1874. Über Zerstörung des Chlorophylls in lebenden Organen (Bot. Zeitg. **32**, 433).
- BEAUVÉRIE, J. 1921. La résistance plastidiale et mitochondriale et le parasitisme (C. R. Acad. Sc. Paris **172**, 1195).
- BEAUVÉRIE, J. 1926. Sur les modes de dégénérescence des chloroplastes particulièrement dans le parasitisme (C. R. Acad. Sc. Paris **183**, 141).
- BEAUVÉRIE, J. 1928a. Sur la valeur des inclusions huileuses ou lipidiques des plastes (leuco- ou chloroplastes) et des mitochondries (C. R. Soc. Biol. Paris **98**, 311).
- BEAUVÉRIE, J. 1928b. Quelques aspects de la dégénérescence des plastes; applications au parasitisme (Rev. gén. de bot. **40**, 206).
- BEAUVÉRIE, J. 1928c. La dégénérescence des plastes et les cas de zoocécidies et d'altération pathologique (C. R. Soc. Biol. **99**, 1991).
- BEAUVÉRIE, J. 1929. Action du parasite sur la résistance du chondriome-plastidome, sa fragilisation et l'altération de la structure cellulaire (Proc. internat. Congr. Plant sci. vol. **2**, Ithaca, 1299).
- BEAUVÉRIE, J. 1936. Études de cytologie expérimentale: les chromoplastes des Renoncles (C. R. Acad. Sc. Paris **203**, 1013).
- BEAUVÉRIE, J. & CORNET, P. 1929a. Action des vapeurs d'éther sur la structure cellulaire dans les feuilles et les bourgeons d'*Elodea canadensis* (C. R. Soc. Biol. Paris **101**, 814).
- BEAUVÉRIE, J. & CORNET, P. 1929b. Action des rayons ultra-violettes sur la structure cellulaire dans la feuille et le bourgeon d'*Elodea canadensis* (C. R. Soc. Biol. Paris **102**, 775).
- BEAUVÉRIE, J. & CORNET, P. 1930. Étude de la résistance des chloroplastes et de la chlorophylle dans un cas de parasitisme (C. R. Soc. Biol. Paris **103**, 251).
- BERTHOLD, G. 1882. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot. **13**, 569).
- BERTHOLD, G. 1886. Studien zur Protoplasma-mechanik. Leipzig.
- BIEBL, R. 1935. Die Wirkung der α -Bestrahlung auf Protoplasma und Chloroplasten (Protoplasma **24**, 215).

- BIEBL, R. 1936. Untersuchungen an Rotalgen-Plastiden (Protoplasma **26**, 386).
- BIEDERMANN, W. 1918. Mikroskopische Beobachtungen an den Blattzellen von *Elodea* (Flora **111/112**, 560).
- BREDOW, H. v. 1891. Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren (Jahrb. f. wiss. Bot. **22**, 349).
- BRESLAWETZ, L. 1926. Die Entwicklung und allmähliche Degeneration der Plastiden in Blättern einiger Arten während des Sommers (Zeitschr. f. Zellforsch. **3**, 38).
- BRIOSI, G. 1873. Über normale Bildung von fettartiger Substanz im Chlorophyll (Bot. Zeitg. **31**, 529).
- BUSCALIONI, L. & BRUNO, F. 1927. Sui cloroplasti cromici delle Aloiinee (Malpighia **31**, 50).
- CHADEFAUD, M. 1936. Le cytoplasma des algues vertes et des algues brunes. Ses éléments figurés et ses inclusions (Rev. algol. **8**, 5).
- CHIEN, S. S. 1917. Peculiar effects of barium, strontium and cesium on *Spirogyra* (Bot. Gaz. **66**, 406).
- CHMELEVSKY, V. 1890. Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der *Spirogyra*-Arten (Bot. Zeitg. **48**, 773).
- CHODAT, R. 1891. Contribution à l'étude des plastides (Arch. sc. phys. nat. **25**, 244).
- COOK, M. T. 1926. The effect of mosaic on the content of the plant cell (Journ. of agric. Puerto Rico **9**, 229).
- COOK, M. T. 1931. The effect of mosaic virus on cell structure and chloroplasts (Journ. of agric. Puerto Rico **15**, 177).
- COOK, M. T. 1936. Phloem necrosis in the stripe disease of corn (Journ. of agric. Puerto Rico **20**, 685).
- CORNET, P. 1930a. Action des vapeurs d'éther sur les plastes cellulaires (C. R. Soc. Biol. Paris **105**, 387).
- CORNET, P. 1930b. Action des vapeurs de chloroforme sur la structure cellulaire dans les feuilles de *Linaria cymbalaria* (C. R. Soc. Biol. Paris **105**, 389).
- CORNET, P. 1933. Modifications cytologiques observées dans quelques plantes soumises au rayonnement de la lampe à vapeur de mercure (C. R. Soc. Biol. **114**, 47).
- CORNET, P. 1936. Sur les altérations de la structure cellulaire. Actions expérimentales et actions parasitaires. Lyon.
- CRATO, E. 1896. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus (Beiträge z. Biol. d. Pfl. **7**, 407).
- CZURDA, V. 1925. Zur Kenntnis der Kopulationsvorgänge bei *Spirogyra* (Arch. f. Protistenk. **51**, 439).
- DALITZSCH, M. 1886. Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroiden (Bot. Zentralbl. **25**, 153).

- DANGEARD, P.-A. 1933. Note sur un cas de mutation dite recessive chez les algues (Botaniste **25**, 393).
- DARBISHIRE, O. V. 1896. Die *Phyllophora*-Arten der westlichen Ostsee deutschen Anteiles (Wiss. Meeresunters. N. F. **1**, 7).
- DEHNECKE, C. 1880. Über nicht assimilierende Chlorophyllkörper. Diss. Bonn.
- DOFLEIN, F. 1922. Untersuchungen über Chrysomonadinen (Arch. f. Prot. Kde. **44**, 149).
- DOUTRELIGNE, J. 1935. Note sur la structure des chloroplastes (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam Proc. **38**, 886).
- DUFRÉNOY, J. 1926. Mycocécidies observées dans la vallée de Barèges (Rev. de path. vég. et d'entom. agr. **13**, 51).
- DUFRÉNOY, J. 1932. Die Virus-Krankheiten (Phytopathol. Zeitschr. **5**, 85).
- DUFRÉNOY, J. 1936a. Cellular immunity (Amer. Journ. of bot. **23**, 70).
- DUFRÉNOY, J. 1936b. Cytologie de cellules de plantes affectées par des maladies à virus et de plantes carencées (II. Congr. internat. pathol. comp. 309).
- DUFRÉNOY, J. & REED, Z. S. 1934. Effects pathologiques de la carence ou de l'excès de certains ions sur les feuilles de *Citrus* (Ann. agron. Sept.—Oct.).
- ENGELMANN, TH. W. 1887. Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte (Bot. Ztg. **45**, 393).
- EYSTER, W. K. 1929. Variation in size of plastids in genetic strains in *Zea mays* (Science I, 48).
- FAMIN, A. 1931. L'action de la température sur le chondriome de quelques cellules végétales (C. R. Soc. Biol. **106**, 1208).
- FAULL, A. F. 1935. Elaioplasts in *Iris*; a morphological study (Journ. Arnold Arbor. **16**, 225).
- FRANK, A. B. 1895. Die Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. **1**, Berlin.
- FROMMANN, C. 1880. Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Jena.
- GEITLER, L. 1937. Über den Granenbau der Plastiden (Planta **26**, 463).
- GERASSIMOFF, J. 1901. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Natur. Moscou No. 1—2).
- GERASSIMOFF, J. 1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Masse des Zellkernes (Ztschr. f. allg. Physiol. **1**, 220).
- GICKLHORN, J. 1931. Vorübergehende Formänderungen von Plastiden während der Plasmolyse (Protoplasma **15**, 71).
- GICKLHORN, J. 1933. Über aktive Chloroplastenkontraktion bei *Spirogyra* und den Aggregatzustand der Spiralbänder (Protoplasma **17**, 571).
- GICKLHORN, J. & DEJDAR, E. 1931. Beobachtungen an elektrisch gereizten Pflanzenzellen und die Frage des Nachweises reversibler Permeabilitätserhöhung (Protopl. **13**, 592).

- GILLES, ED. 1935. Altération de la structure cellulaire de quelques algues par les rayons ultraviolettes (68. Congr. Soc. sav. 220).
- GÖPPERT, H. R. & COHN, F. 1849. Über die Rotation des Zelleninhaltes in *Nitella flexilis* (Bot. Zeitg. 7, 665).
- GRATZY-WARDENEGG, E. 1932. Degeneration von Chloroplasten an Farnprothallien (Protoplasma 14, 52).
- GREB, W. 1936. Die Haare der *Viola*-Blüten, ein neues Objekt für Plasmauntersuchungen (Zeitschr. f. wiss. Mikr. 53, 10).
- GRIESSMEYER, H. 1930. Über experimentelle Beeinflussung des Eisens in Chloroplasten (Planta 11, 331).
- GUILLIERMOND, A. 1919. Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens (Rev. gén. de bot. 31, 372).
- GUILLIERMOND, A. 1930. Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales et l'état physique des constituants morphologiques de la cellule (Rev. gén. de bot. 42, 129).
- GUILLIERMOND, A. 1934. Les constituants morphologiques du cytoplasme: Le chondriome. Paris.
- GUILLIERMOND A. & MANGENOT, P. 1927. Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925 (Rev. gén. de bot. 39, 52).
- GUILLIERMOND A., MANGENOT, P. & PLANTEFOL, L. 1933. Traité de cytologie végétale. Paris.
- HAAN, K. DE. 1933. Inheritance of chlorophyll deficiencies (Bibliogr. genetica 10, 357).
- HABERLANDT, G. 1876. Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner (Österr. botan. Zeitschr. 26, No. 8).
- HABERLANDT, G. 1888. Die Chlorophyllkörner der Selaginellen (Flora 71, 291).
- HABERLANDT, G. 1902. Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 111, Abt. I, 69).
- HARVEY, E. N., HARVEY, E. BR. & LOOMIS, A. L. 1928. Further observations on the effect of high frequency sound waves on living matter (Biol. Bull. Mar. biol. Labor. 55, 459; vgl. Ber. wiss. Biol. 10, 659).
- HASSACK. 1886. Untersuchung über den anatomischen Bau bunter Laubblätter (Bot. Zentralbl. 28, 84).
- HEIN, J. 1926. Changes in plastids in variegated plants (Bull. Torrey Bot. Club. 33, 411).
- HEINZERLING, O. 1908. Bau der Diatomeenzelle (Bibl. Bot. 69).
- HEITZ, E. 1922. Untersuchungen über die Teilungen der Chloroplasten, nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengröße. Diss. Heidelberg.

- HEITZ, E. 1936a. Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilationseinheiten der Chloroplasten. Vorl. Mitt. (Ber. d. D. Bot. Ges. **54**, 362).
- HEITZ, E. 1936b. Untersuchungen über den Bau der Plastiden I. Die gerichteten Chlorophyllscheiben der Chloroplasten (Planta **26**, 134).
- HILL, G. A. 1916. Origin of second spiral in *Spirogyra luteana* (Puget Sound Marine Sta. Publ. **1**, 247).
- HÖFLER, K. 1936. Vertragen Rotalgen das Zentrifugieren? (Protoplasma **26**, 377).
- HOFMEISTER, L. 1937. Die Wirkung von Äthylenglykol auf die Plastiden von *Spirogyra* (Protoplasma — erscheint demnächst).
- HOFMEISTER, W. 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig.
- HUBERT, B. 1935. The physical state of chlorophyll in the living plastid (Rec. trav. bot. néerl. **32**, 323).
- ISRAEL, O. 1897. Biologische Studien mit Rücksicht auf die Pathologie III. ISRAEL & KLINGMANN: Oligodynamische Erscheinungen (v. NÄGELI) an pflanzlichen und tierischen Zellen (Virchows Arch. **147**, 293).
- KARSTEN, G. 1901. Über farblose Diatomeen (Flora **89**, 404).
- KASANOWSKY, V. 1913. Die Chlorophyllbänder und Verzweigung derselben bei *Spirogyra Nawaschini* (Ber. d. D. Bot. Ges. **31**, 55).
- KASSMANN, FR. 1926. Die Entwicklung der Chondriosomen und Chloroplasten von *Cabomba aquatica* und *C. caroliniana* auf Grund von Dauerbeobachtungen an lebenden Zellen (Planta **1**, 624).
- KLEBS, G. 1883. Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien (Unters. Bot. Inst. Tübingen **1**, 233).
- KLEBS, G. 1888. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Unters. Bot. Inst. Tübingen **2**, 489).
- KLEMM, P. 1894. Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Mechanik der Protoplasmaabewegungen (Flora **78**, 19).
- KNY, L. 1897. Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Zytoplasma (Ber. d. D. Bot. Ges. **15**, 388).
- KOLKWITZ, R. 1899. Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von *Spirogyra* (Botan. Untersuch. SCHWENDENER dargebracht, 271).
- KÜHLHORN, FR. 1904. Beiträge zur Kenntnis des Etiolements. Diss. Göttingen.
- KÜMMLER, A. 1922. Über die Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter (Jahrb. wiss. Bot. **61**, 610).
- KURSSANOW, L. 1912. Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema* (Flora **104**, 65).
- KÜSTER, E. 1904. Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle (Ztschr. f. allg. Physiol. **4**, 221).

- KÜSTER, E. 1911. Über amöboide Formveränderungen der Chromatophoren höherer Pflanzen (Ber. d. D. Bot. Ges. **29**, 362).
- KÜSTER, E. 1916. Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena.
- KÜSTER, E. 1925. Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Jena.
- KÜSTER, E. 1927 a. Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Chloroplasten (Protoplasma **2**, 65).
- KÜSTER, E. 1927 b. Anatomie des panaschierten Blattes (LINSBAUERS Handb. d. Pflanzenanat. Lief. 19).
- KÜSTER, E. 1929. Pathologie der Pflanzenzelle I. Pathologie des Protoplasmas (Protoplasma-Monographien **3**, Berlin).
- KÜSTER, E. 1932 a. Die Protoplasmablasen der *Caulerpa* (Protoplasma **16**, 215).
- KÜSTER, E. 1932 b. Protoplasmabewegungen in zentrifugierten Zellen (Ber. Oberhess. Ges. Nat- u. Heilkde. Gießen **15**).
- KÜSTER, E. 1933 a. Die Plasmodemen von *Codium* (Protoplasma **19**, 335).
- KÜSTER, E. 1933 b. Über Zellsaft, Protoplasma und Membran von *Bryopsis* (Ber. d. D. Bot. Ges. **51**, 526).
- KÜSTER, E. 1933 c. Anisotrope Plastiden (Ber. d. D. Bot. Ges. **51**, 523).
- KÜSTER, E. 1934. Anisotrope Plastiden und Zellkerne (Ber. d. D. Bot. Ges. **52**, 626).
- KÜSTER, E. 1935 a. Die Pflanzenzelle. Jena.
- KÜSTER, E. 1935 b. Über das Fadenziehen der Plastidensubstanz (Ber. d. D. Bot. Ges. **53**, 334).
- KÜSTER, E. 1935 c. Anisotropic elements of the plant cell (Journ. R. Microsc. Soc. **55**, 99).
- KÜSTER, E. 1936. Systrophe und Messung des Protoplasmas (Zeitschr. f. wiss. Mikr. **52**, 427).
- KÜSTER, E. 1937 a. Zur Teratologie der Plastiden (Cytologia — erscheint demnächst).
- KÜSTER, E. 1937 b. Über die Bildung von Plasmaamöben in der Zelle der Konjugaten (Sitz. Ber. Akad. Wiss. Budapest — erscheint demnächst).
- KÜSTER, E. 1937 c. Anisotrope Plastiden. Dritte Mitt. (Ztschr. f. wiss. Mikr. Bd. **54**).
- LAPICQUE, L. 1924. Phénomènes mécaniques intracellulaires chez les Spirogyres (Bull. Acad. Med. 3. Sér. **91**, 64).
- LAPICQUE, L. & M. 1922. Excitabilité électrique des chromatophores chez les Spirogyres (C. R. Soc. Biol. Paris **87**, 807).
- LAPICQUE, L. & KERGMARD, T. 1923. Acidification par l'asphyxie chez les Spirogyres: réactions morphologiques consécutives (C. R. Soc. biol. Paris Bd. **78**, 1081).
- LEPESCHKIN, W. W. 1910. Zur Kenntnis der Plasmamembran II (Ber. d. D. Bot. Ges. **28**, 383).

- LEPESCHKIN, W. W. 1923. The constancy of the living substance (Stud. plant physiol. lab. Charles Univ. Prag 1).
- LEPESCHKIN, W. W. 1924. Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin.
- LEPESCHKIN, W. W. 1926. Über das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa* (Ber. d. D. Bot. Ges. **44**, 144).
- LEPESCHKIN, W. W. 1937. Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod (Protoplasma-Monographien **12**, Berlin).
- LEWIS, J. F. 1925. A new conjugate from Woods Hole (Amer. Journ. of bot. **12**, 351).
- LIEBALDT, E. 1913. Über die Wirkung wässriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner (Zeitschr. f. Bot. **5**, 65).
- LLOYD, F. E. 1924. The fluorescent colors of plants (Science **59**, 241).
- LOUI, J. VON. 1931. Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Frage der Individualität der Plastiden (Planta **12**, 191).
- LUBIMENKO, V. 1926. Recherches sur les pigments des plastes et sur la photosynthèse I (Rev. gén. de bot. **38**, 307).
- LWOFF, A. & DUSI, H. 1935. La suppression expérimentale des chloroplastes chez *Euglena Mesnili* (C. R. Soc. Biol. Paris **119**, 1092).
- MAGDEBURG, P. 1926. Über vegetative Conjugation bei *Mougeotia* (Arch. f. Protistenk. **53**, 357).
- MAIGE, A. 1933. Hétérogénéité physico-chimique des plastes (C. R. Acad. Sc. Paris **196**, 424).
- MAIGE, A. 1934. Conditions physico-chimiques de formation des vacuoles amylogènes dans les plastes (C. R. Acad. Sc. Paris **198**, 1537).
- MAIGE, A. 1935. Variations de l'imbibition plastidale, pendant la chloroplastogénèse, l'amylogénèse et l'amylyse (C. R. Acad. Sc. Paris **200**, 254).
- MAIGE, A. 1936. Propriétés physicochimiques de stroma plastidale et imbibition (C. R. Acad. Sc. Paris **202**, 677).
- MARCHAL, EL. & EM. 1907, 1909, 1911. Aposporie et sexualité chez les mousses I, II, III (Bull. Acad. R. Belgique No. VII, 765, No. XII, 1249, No. IX, X, 750).
- MC ALLISTER, F. 1927. The pyrenoids of *Anthoceros* and *Nothothylas* with special reference to their presence in spore mother cells (Amer. Journ. of Bot. **14**, 246).
- MENKE, W. 1934a. Chloroplastenstudien (Protoplasma **21**, 279).
- MENKE, W. 1934b. Chloroplastenstudien. 2. Mitt. (Protoplasma **22**, 56).
- MEYER, A. 1883. Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig.
- MEYER, A. 1917a. Das während des Assimilationsprozesses in den Chloroplasten entstehende Sekret (Ber. d. D. Bot. Ges. **35**, 586).

- MEYER, A. 1917b. Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes (Ber. d. D. Bot. Ges. **35**, 674).
- MEYER, A. 1918a. Die angebliche Fettspeicherung immergrüner Laubblätter (Ber. d. D. Bot. Ges. **36**, 5).
- MEYER, A. 1918b. Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von *Tropaeolum majus* (Flora **111**, 85).
- MEYER, A. 1926. Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Zweiter Teil. Jena.
- MIEHE, H. 1901. Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes (Flora **88**, 105).
- MIKOSCH, C. 1877. Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung (Österr. Bot. Zeitschr. Nr. **2**).
- MÖBIUS, M. 1920. Über die Größe der Chloroplasten (Ber. d. D. Bot. Ges. **38**, 224).
- MOHL, H. v. 1855. Über den Bau des Chlorophylls (Bot. Zeitg. **13**, 89, 105).
- MOLISCH, H. 1901. Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena.
- MOLISCH, H. 1904. Über Kohlensäure-Assimilationsversuche mittels der Leuchtbakterienmethode (Bot. Zeitg. **62**, 1).
- MOLISCH, H. 1918. Über die Vergilbung der Blätter (Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **127**, Abt. I, 3).
- MONTFORT, C. & NEYDEL, K. 1928. Zur Beurteilung der „Inaktivierung“ und des „Zeitfaktors“ der Lichtwirkung bei der Assimilation stomatafreier Schattenfarne (Jahrb. wiss. Bot. **68**, 801).
- NADSON, G. & ROCHLINE, E. 1928a. Über den Einfluß der ultravioletten Strahlen der Quecksilberquarzlampe auf die chlorophylltragende Zelle (Russisch) (Vestnik Rentgenol. i Pathol. **6**, 491).
- NADSON, G. & ROCHLINE, E. 1928b. Sur la transformation des grains d'amidon en cristaux d'oxalate de calcium dans les cellules végétales sous l'action des rayons ultraviolets (C. R. Soc. Biol. **99**, 131).
- NÄGELI, C. v. 1846. Bläschenförmige Gebilde im Inhalt der Pflanzenzellen (Zeitschr. f. wiss. Bot. **3—4**, 119).
- NÄGELI, C. v. 1853. Systematische Übersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich.
- NÄGELI, C. v. 1893. Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Mit einem Vorwort von S. SCHWENDENER und einem Nachtrag von C. CRAMER. Zürich (Neue Denkschriften Allgem. Schweizer Ges. Naturwiss. **23**).
- NÄGELI, C. v. & CRAMER, H. 1855. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft 1. Zürich.
- NÄGELI, C. v. & SCHWENDENER, S. 1877. Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig.
- NĚMEC, B. 1904. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen IV (Sitzungsber. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag, math.-nat. Kl.).

- NĚMEC, B. 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- NOBBE, F. 1865. Über die physiologische Funktion des Chlors in der Pflanze (Landw. Versuchsstat. **7**, 371).
- NOLL, A. 1912. Mikroskopischer Nachweis der Protoplasmalipide, insbesondere des Muskelgewebes (Arch. f. Physiol., Phys. Abt. **35**).
- NOLL, F. 1900. Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landw. Jahrb. **29**, 361).
- NORTHEN, H. T. 1936. Is protoplasm elastic? (Bot. Gaz. **98**, 421).
- PANTANELLI, E. 1902—1905. Studi sull'albinismo nel regno vegetale (Malpighia **15—19**).
- PANTANELLI, E. 1904. Abhängigkeit der Sauerstoffsaundercheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen (Jahrb. wiss. Bot. **39**, 167).
- PANTANELLI, E. 1905. Über Albinismus im Pflanzenreiche (Zeitschr. für Pflanzenkrankheiten **15**, 1).
- PELLUET, D. 1928. Observations on the cytoplasm of normal and pathological plant cells; the effect of parasitism on the chondriome of certain members of the Ericaceae with a brief description of their ecology (Ann. of bot. **42**, 637).
- PFITZER, E. 1871. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen) (Hanstein's Botan. Abhandl. **2**. Bonn).
- PFITZER, E. 1872. Ein neuer Algenparasit aus der Ordnung der Phycomyceten (Monatsber. Akad. Wiss. Berlin **379**).
- PONOMAREW, A. P. 1914. Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues (Ber. d. D. Bot. Ges. **32**, 483).
- PRICE, R. S. 1914. Some studies on the structure of the plant cell by the method of dark-ground illumination (Ann. of Bot. **28**, 601).
- PRIESTLEY, J. H. 1929. The biology of living chloroplasts (New phytol. **38**, 197).
- PRIESTLEY, J. H. & IRVING, A. A. 1907. The structure of the chloroplast considered in relation to its function (Ann. of Bot. **21**, 407).
- PRINGSHEIM, N. 1881. Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze (Jahrb. f. wiss. Bot. **12**, 288).
- REED, H. S. & DUFRÉNOY, J. 1935a. The effects of zinc and iron salts on the cell structure of mottled orange leaves (Hilgardia **9**, 113).
- REED, H. S. & DUFRÉNOY, J. 1935b. Modifications in cell structure accompanying mottled leaf of the orange (Amer. Journ. of bot. **22**, 311).
- REINHARD, H. 1933. Über die Teilung der Chloroplasten (Protoplasma **19**, 541).
- REINKE, J. 1880. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin.
- RICE, M. A. 1935. The cytology of host-parasite relation (Bot. Rev. **1**, 327).

- RISCHKOW, V. L. 1933. Mutationen und Krankheiten der Chlorophyllkörner. Moskau (Russisch) (vgl. Ber. wiss. Biol. **27**, 1934, 536).
- RISCHKOW, V. L. 1935. Mutations and diseases of the chloroplasts. Charkow (Russisch).
- RISCHKOW, V. L. & KARATSCHESKY, I. K. 1932. Chlorophyllmangel und Enzymwirkung I. Katalase-Wirkung bei Panaschierung und Mosaikkrankheit (Beitr. z. Biol. d. Pfl. **20**, 199).
- ROTHERT, W. 1896. Über die Gallen der Rotatorie *Notommata Wernecki* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. **29**, 525).
- SACHS, J. v. 1862. Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll (Flora **45**, 129).
- SACHS, J. v. 1863. Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls (Flora **46**, 193).
- SAUVAGEAU, C. 1917. Sur le mouvement propre des chromatophores (C. R. Acad. Sc. Paris **165**, 158).
- SAVELLI, R. 1933. La clorolisi (Bull. Orto botan. Univ. Napoli **12**, 99).
- SCARTH, G. W. 1924. Colloidal changes associated with protoplasmatic contraction (Quart. Journ. exper. Physiol. **14**, 99).
- SCHAARSCHMIDT, J. 1880. A chlorophyll osztódásáról (Mag. nov. Lapok No. 39; vgl. Botan. Jahresber. 1880, **8**, Abt. I, 27).
- SCHAARSCHMIDT, J. 1884. A Zygnemacéak telelése (M. N. L. Klausenburg **8**, 33; vgl. Bot. Jahresber. **12**, Abt. 1, 375).
- SCHERRER, A. 1915. Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros* (Flora **107**, 1).
- SCHIMPER, A. F. W. 1885. Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde (Jahrb. f. wiss. Bot. **16**, 1).
- SCHIMPER, A. F. W. 1889. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze (Flora **73**, 207).
- SCHMITZ, F. 1882. Die Chromatophoren der Algen (Verhandl. Naturwiss. Verein Rheinlande und Westf. **40**).
- SCHMITZ, F. 1884. Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren (Jahrb. f. wiss. Bot. **15**, 1).
- SCHÖNLEBER, KL. 1935. Reizplasmose bei *Spirogyra* (Planta **24**, 387).
- SCHÜRHOFF, P. N. 1924. Die Plastiden (LINSBAUERS Handb. d. Pflanzenanat. Lief. 10).
- SCHULTZE, M. 1865. Die Bewegung der Diatomeen (Arch. f. mikrosk. Anat. **1**, 376).
- SCHUMACHER, W. 1928. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels panaschierter Pflanzen (Planta **5**, 161).
- SCHUMACHER, W. 1929. Über die Beziehungen zwischen Eiweißgehalt und Chloroplastengröße in den Blättern von *Pelargonium zonale* (Jahrb. f. wiss. Bot. **70**, 389).

- SCHWARTZ, W. & H. 1930. Algenstudien am Golf von Neapel (Flora **124**, 215).
- SCHWARZ, Fr. 1892. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas (Beitr. z. Biol. d. Pfl. **5**, 1).
- SCHWARZ, W. 1928. Zur Ätiologie der geäderten Panaschierung. I. Mitteilung. (Planta **5**, 660).
- SENN, G. 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Mit einer Beilage: Die Lichtbrechung der lebenden Pflanzenzelle. Leipzig.
- SENN, G. 1919. Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderungen der Chromatophoren IV, V (Zeitschr. f. Bot. **11**, 81).
- SHARP, L. W. 1931. Einführung in die Zytologie. Bearbeitet von R. JARETSKY, Berlin.
- SMITH, E. F. 1920. An introduction to bacterial diseases of plants. Philadelphia.
- SOROKIN, R. 1927. Phenomena associated with the destruction of the chloroplasts in tomato mosaic (Phytopath. **17**, 363).
- SPENCER LE MOÛRE, M. 1888. Studies in vegetable biology IV. The influence of light upon protoplasmic movement; pt. 2 (Linn. Journ. bot. **24**, 351).
- STAHL, E. 1880. Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche (Botan. Zeitg. **38**, 297).
- STRASBURGER, E. & KOERNICKE, M. 1913. Das Botanische Praktikum. 5. Aufl. Jena.
- TIMIRIAZEFF, C. 1903. The cosmical function of the green plant (Proc. R. Soc. London **72**, 421).
- TIMPE, H. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Panaschierung. Diss. Göttingen.
- TISCHLER, G. 1934. Allgemeine Pflanzenkaryologie. 1. Hälfte: Der „Ruhekern“ (LINSBAUER's Handb. d. Pflanzenanat. Lief. 1. 2. Aufl. Berlin).
- TSCHIRCH, A. 1883. Zur Morphologie der Chlorophyllkörner (Ber. d. D. Bot. Ges. **1**, 202).
- TSCHIRCH, A. 1884. Morphologie der Chlorophyllkörner (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde).
- ULLRICH, H. 1924. Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweißbildung in den grünen Pflanzen (Zeitschr. f. wiss. Bot. **16**, 513).
- USPENSKI, E. E. 1927. Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Jena.
- VERRIER, M. L. 1928. Étude anatomique et cytologique d'une cécidie sur *Senecio cacalioides* LAM. (Ann. Soc. entom. France **97**, 19).
- VÖCHTING, H. 1900. Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1).

- VOLKONSKY, M. 1930. Les constituants cytoplasmiques des *Polytoma uvella* Ehr. Existence d'un leucoplaste (C. R. soc. biol. Paris **105**, 619).
- VRIES, H. DE. 1889. Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra* (Ber. d. D. Bot. Ges. **7**, 19).
- WEBER, F. 1925. Schrauben-Plasmolyse bei *Spirogyra* (Ber. d. D. Bot. Ges. **43**, 217).
- WEBER, F. 1929. Fadenziehen des Endoplasmas bei *Spirogyra* (Protoplasma **6**, 159).
- WEBER, F. 1931. Harnstoff-Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen (Protoplasma **12**, 129).
- WEBER, F. 1933. Myelinfiguren und Sphaerolithe aus *Spirogyra*-Chloroplasten (Protoplasma **19**, 455).
- WEBER, F. 1936a. Doppelbrechung der Chloroplasten von *Anthoceros* (Protoplasma **26**, 312).
- WEBER, F. 1936b. Doppelbrechung und Grana der Chloroplasten (Mikrochemie, MOLISCH-Festschr. **447**).
- WEBER, F. 1937. Die Doppelbrechung der Chloroplasten (Protoplasma **27**, 280).
- WEIER, T. E. 1931a. A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial osmium and silver techniques I. The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune* (Cellule **40**, 261).
- WEIER, T. E. 1931b. id. II. The plastid during spermatogenesis in *Polytrichum commune* and *Catharinaea undulata* (Cellule **41**, 51).
- WEIER, T. E. 1932a. The structure of the bryophyte plastid with reference to the Golgi apparatus (Amer. Journ. Bot. **19**, 659).
- WEIER, T. E. 1932b. A comparison of the plastid with the Golgi zone (Biol. Bull. **62**, 126).
- WEIER, T. E. 1933a. Neutral red staining in the protonema of *Polytrichum commune* (Amer. Journ. of bot. **20**, 431).
- WEIER, T. E. 1933b. Note on cellular degeneration in the protonema of *Polytrichum commune* (Protoplasma **19**, 587).
- WEIER, T. E. 1933c. On the structure of the *Anthoceros* plastid in reflected light (Science **78**, 264).
- WEIER, T. E. 1936a. The structure of the chloroplast of *Pellionia pulchra* (Cytologia **7**, 504).
- WEIER, T. E. 1936b. The structure of the non-starch-containing beet chloroplast (Amer. Journ. of Bot. Bd. **23**, 645).
- WENT, F. A. F. C. 1888. Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Theilung (Jahrb. wiss. Bot. **19**, 295).
- WIELER, A. 1936. Über den Bau der Chlorophyllkörner (Protoplasma **26**, 295).

- WINKLER, H. 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen (Zeitschr. f. Bot. **8**, 417).
- WISSELINGH, C. v. 1920. Über Variabilität und Erbllichkeit (Zeitschr. ind. Abstamm. u. Vererbungsl. **22**, 65).
- WOODS, A. TH. 1899. The destruction of chlorophyll by oxydizing enzymes (Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. II **5**, 745).
- ZIMMERMANN, A. 1890. Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern (Ber. d. D. Bot. Ges. **8**, 95).
- ZIMMERMANN, A. 1893. Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern. (Beitr. z. Morph. u. Physiol. d. Pflanzenzelle **1**, 81).
- ZIRKLE, C. 1926. The structure of the chloroplast in certain higher plants I. II. III (Amer. Journ. Bot. **13**, 301, 321).
- ZIRKLE, C. 1929. Development of normal and divergent plastid types in *Zea mays* (Bot. Gaz. **88**, 186).
- ZUMSTEIN. 1900. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 149).
-

Sach- und Namenregister

Auf die im Text genannten Pflanzen wird das nachfolgende Register nur mit den lateinischen Gattungsnamen hinweisen, auch wenn im Texte die deutschen Namen angeführt worden sind.

α -Strahlen, Wirkung auf Plastiden 79

Aconitum 105

Adiantum 81

Aecidiolum 26

Äther, Wirkung auf Plastiden 81, 112

Äthylenglykol 92

Agglutination der Plastiden 70 ff.
77, 84, 122

akzessorische Plastiden 23 ff., 54

albikate Plastiden 108

Albino, Plastiden 27

Alkohol, Wirkung auf Plastiden 70 ff., 77, 79, 97, 129

Allium 37, 43

Aloe 84, 129

Altern der Plastiden, Struktur 81

Amarantus 30—31

Amblystegium 27

Amöbenbildung des Protoplasmas 9, 10

amöboide Bewegungen der Plastiden 40 ff., 83

Ammoniak, Fusion der Plastiden 81

Ancylistes 124

Anisotropie der Plastiden 63 ff.

Anthoceros 64, 68—70, 109, 117, 118

Antithamnion 45

Apoplastidie 56

Asperococcus 3

Asphodelus 129

Assimilationssekret 119

Bakterienkrankheiten 26

Baryum, Wirkung auf Form der Plastiden 34

Begonia 113

Bellevallia 43

Benzin, Wirkung auf Plastiden 36, 37

Bläschennatur der Plastiden 109

Braunalgen, amöboider Formwechsel der Plastiden 42 ff.

— Größe der Plastiden 26

— Kontraktion der Plastiden 39

Bromelia 109

Bruch der Plastiden 122, 123

Bryopsis 3, 14—17, 19—21, 24, 27, 43, 47—50, 56, 64—66, 68, 69, 75, 88, 97—104, 115—119, 124, 127

Bryum 51, 52, 79

Cabomba 119

Caulerpa 118, 124

Cavulation 109

Cephalocereus 129

Ceramium 44, 45

Chlor, Fusion der Plastiden 81

Chloroform, Fusion der Plastiden 81

Chlorolyse 129

Chlorophyll, Kristallisation 129

— Speicherung in Öltropfen 113

Chlorophylldefekte 129

Chlorophyllolyse 129

Chloroplasten, amöboider Formwechsel 42 ff.

- Chloroplasten 110
 Chlorose, Farbstoff der Plastiden 77
 — Reduktion der Plastiden 57
 Chondriokonten, Vakuolen 96
 Chondriosomen, Entstehung aus Plastiden 55
 — Vakuolisierung 109
 — Zwangsformen 3
 Chromoplasten, Agglutination 79
 — Granulisation 46
 — Lipophanterose 112
 — Vakuolenbildung 106 ff.
Chrysamoeba 55
Cladophora 39
Clematis 26
Closterium 63, 68, 114, 124
Codium 3, 15, 16, 50, 56, 127, 128
Colchicum 43
Coleus 26, 83
Colpomenia 3
Conferva 11
 Conjugatae, Plastiden 114—121
 siehe auch *Spirogyra* usw.
Coryneum 104
Cucurbita 124

 Defekte 129
 dehydrocholsaures Natrium 9, 91, 92, 94, 115, 123
 Deplasmolyse, Wirkung auf Plastiden 7, 8, 37, 71, 72, 94
Derbesia 28
 Diastase, Kulturmedium 18, 21, 49
 Diatomeen, amöboider Formwechsel der Plastiden 42
 — Kontraktion der Plastiden 39
 — Reduktion der Plastiden 55
 — Verlust der Pyrenoide 69
 — Zerfall der Plastiden 39
Dictyota 26
 digitations intervacuolaires 39
 Diploidie, abnorme 27
Dipsacus 29, 30
Draparnaldia 39, 97, 98

Eichhornia 56
 Eisengehalt der Plastiden 127
 Elaeochloroplasten 129
 elektrischer Strom, Wirkung auf Form der Plastiden 33
 Entquellung 113 ff.
 Enzymwirkungen, Färbung der Plastiden 128
 — plastidenzerstörende 83
Equisetum 17
Eriophyes 26
 Erschütterungen, Wirkung auf Form der Plastiden 33
 Erstarrung der Plastiden 121 ff.
 Etiolement, Farbstoff der Plastiden 127 ff.
 — Stärkeanhäufung 66
Euglena 3, 31, 55, 56, 117
Euphorbia 108
 Expansion, kapillare, der Plastiden 28

 Fadenziehen 6, 7, 48, 49
 Farbwechsel der Plastiden 126 ff.
 Farbstoffkristalle 125
 Farne, Agglutination der Plastiden 80
 Feinstruktur der Plastiden 64
 fettige Degeneration 66, 110 ff.
 Fibrillen der Plastiden 110
 Fixierung der Plastiden 61
 Flocculation 112
 Foramina der Plastiden 24, 38, 39, 69, 102
 Formwechsel der Plastiden 2 ff.
Fuchsia 105
Funaria 29, 31, 56, 100, 101, 130
Funkia 107
 Fusion der Plastiden 44 ff., 77 ff., 80, 81, 85

 Gallen, Farbe 40, 128
 — Plastiden 26, 27, 129
 Gameten, Plastiden 69, 72, 73, 105
Geranium 105

- Gerbstoff, Wirkung auf Plastiden 104 ff.
 Gerbung der Plastiden 124
 Gifte, Fusion der Plastiden 81
gigas-Formen 27
 Grana der Plastiden 110
 — optisches Verhalten 64
 — nach Plasmolyse 113
 — Verteilung 130
 Granatheorie 59 ff.
 Granulisation 46, 79, 112
 green-island Phänomen 128
 Größe der Plastiden 25 ff., 127

Hartwegia 129, 130
 —Typus 129, 130
Helodea 112, 122
 herbstliche Färbung 47, 56, 129
 „Homogenwerden“ der Plastiden 77
 Hunger, Agglutination der Plastiden 81
 hyperhydrische Gewebe, Farbe 128
 Hyperplastidie 27
 hypertonische Mittel, Entquellung der Plastiden 113, 114, 115
 hypotonische Mittel, Wirkung auf Plastiden 97 ff., 104, 116

 Imbibition der Plastiden 85
 Infektion 124, 125
 — Lipophaneroze 113
 — Reduktion der Plastiden 57
 — Wirkung auf Plastiden 47, 62, 108
 siehe auch Gallen und Parasiten
 Inklusionen 125
Iris 76, 113, 130

 Janusgrün, Chondriosomen 109
 JUEL's Fixiermittel 90, 91

 Kaliummonochromat, Wirkung auf Plastiden 7
 Kaliumnitrat, Wirkung auf Plastiden 3
 Kallusgewebe, Farbe 128

 Kalziumchlorose 57
 Kettenbildung der Plastiden 50, 52 ff.
 KNOPSche Nährlösung, Vakuolenbildung der Plastiden 100
 Koagulation der Plastiden 122
 Konkavplasmolyse 38
 Kontraktion, kapillare, der Plastiden 28 ff.
 Kupfer, Wirkung auf die Plastiden 121 ff.

 Leukoplasten, amöboider Formwechsel 40, 41
 — Lipophaneroze 112
 — Siphoneen 56
 — Vakuolen 101, 106 ff.
 — Vergänglichkeit 108
 LEWITZKY's Fixiermittel 119
 Licht, Wirkung auf Form der Plastiden 29 ff., 33
 Lichtentzug, Wirkung auf Plastiden 56, 127
 Lipoidstoffe in Plastiden 102
 Lipophaneroze 47, 110 ff.
Listera 42
 luxurierendes Wachstum der Plastiden 21

 Mechanischer Druck 122
 — Wirkung auf Plastiden 118
Melosira 42
Mesembrianthemum 85, 86
Mesocarpus 3, 4, 6, 8, 10—12, 29, 30, 37, 38, 43, 46, 49, 51, 55, 63, 68
Mesogerron 60
 Mesophyllsekret 111
 Metamorphose, abnorme, der Plastiden 83
 Metaxin 110
 Milchsaft, Leukoplasten 108
 Mineralstoffwechsel, Beziehung zu Plastiden 127
 Mischbarkeit der Plastiden mit Protoplasma 83

- Mitoplasten 84
 Mitochondrien 84
 Moose, Plastiden 27, 29
 Mosaikkrankheit 128
 Mumifikation 124
 Mutation der Plastiden 69
 — regressive 69
 Myelinfiguren 125
- Nekrose der Plastiden 121
Neottia 112
 Neutralrot, Färbung 99
 — Fusion der Plastiden 81
Nitella 109
Nitzschia 39
Notommata 27, 40
- Oberflächenspannung, Wirkung auf
 die Form der Plastiden 28 ff.
Ochromonas 55
Oedogonium 39
 oligodynamische Wirkungen 33
Orchis 40, 41, 115
 organische Nährlösungen, Wirkung
 auf Plastiden 55 ff., 87 ff.
Oryza 129
 osmotisches Verhalten der Plastiden-
 vakuolen 103
 osmotische Wirkungen auf Plastiden
 62, 113
Oxalis 65, 67
- Padina* 26
 Palisaden, Plastiden 29
 Panaschierung 26, 127 ff.
 — amöboide Formen 42
 — Fusion der Plastiden 83
 — Reduktion der Plastiden 57
 — vakuolisierte Plastiden 107, 108
 Parasiten, Agglutination 84
 — Fusion der Plastiden 86
 — Stärkeanhäufung 66
 — Wirkung auf Plastiden 26, 104,
 128, 129
 siehe auch Gallen und Infektion
- Pelargonium* 56, 57
Pellionia 59
 Pepton, Wirkung auf Plastiden 87 ff.
 Perikarp, Chromoplastendegenera-
 tion 107
 Peristromium 60, 84
 Phaeoplasten s. Braunalgen und
 Diatomeen
Phaseolus 113
 Phenol, Fusion der Plastiden 81
 Photosynthese vakuolisierter Pla-
 stiden 103
Pirus 26
 Plasmaströmung, Wirkung auf
 Form der Plastiden 3, 8, 16, 76
 Plasmolyse, amöboider Formwechsel
 der Plastiden
 — Entquellung der Plastiden 113,
 114, 115
 — Wirkung auf Plastiden 6, 7, 9,
 77 ff.
 Plasmolyseform, Closterium 114
 Plasmoptyse 8
 Plasmoschise 32
 Plastonema 59
 Plastosoma 59
Platyptilia 26
Pleospora 124
Pleurosigma 9
 Pocken, Plastiden 26
 Polfelder der Plastiden 118
 Polonium, Strahlung 52
Polygonatum 64, 119
 Polyploidie 27
Polysiphonia 45
Polytoma 112
 Prothallien, Agglutination der Pla-
 stiden 81 ff., 122
 — Vakuolisierung 101
 — Verjüngung 83
 Protoplasma, anisotropes 124
Prunus 104
 pseudoplastes 39
Puccinia 26, 129

- Pyrenoide, Entstärkung 69
 — gestreifte Plastiden 115
 — Restitution 69
 — Schwund 66, 68, 69, 70
 — Verteilung 14, 15, 20—22, 24, 68
 — Zerfall 68
 — Plastiden-Relation 68
 pyrenoidfreie Plastiden 69

 Quellung der Plastiden 74 ff., 110, 120
Quercus 104

 Ranunculaceen, Chromoplasten 46
Ranunculus 79, 80, 84, 107
 Reduktion der Plastiden 55 ff.
 Resistenz der Plastiden 104, 124
 Rhodoplasten s. Rotalgen
 Rinnenprotoplasma 92
 Rollkrankheit der Kartoffel 104
 ROSANOFFSche Streifung 116 ff.
 Rosettenform der Plastiden 20
 Rotalgen, amöboider Formwechsel
 der Plastiden 42 ff.
 — Farbwechsel der Plastiden 127
 — Kontraktion der Plastiden 39

 Säure, Wirkung auf Form der Pla-
 stiden 33
 Saponin, Wirkung auf Plastiden 79, 80
Saprolegnia 109
Scenedesmus 69
 Schichtenbildung in Plastiden 64—66
 — in der Zelle 90
 Schleierform der Plastiden 24 ff.
 Schraubenplasmolyse 121
 schwefelige Säure, Fusion der Pla-
 stiden 81
 Schwefelsäure, Wirkung auf Pla-
 stiden 122
 Schwund des Stromas 55 ff.
Scolopendrium 113
Sedum 107, 168
Selaginella 49, 50, 53, 64, 118
 Semipermeabilität des Plastiden-
 stromas 103

Sempervivum 80
Senecio 10, 26
 sexuell gereizte Zellen 57
Solanum 27, 101, 104
Sorbus 107
Sphacelaria 42, 43
 Sphärokristalle aus Plastiden 125
Spirogyra 3—10, 12—14, 17—22,
 24, 27, 30—35, 40, 45, 46, 51,
 57, 60, 63, 65, 66, 68, 69, 71—74,
 77, 78, 86, 88—97, 102, 104, 105,
 109, 115, 116, 118, 121—123
 Sporenmutterzellen, Pyrenoide 70
 stades hiéroglyphiques 74
 Stärke, Anhäufung 49, 65
 — Ausstoßung aus den Plastiden 119
 — Einfluß auf Vakuolenbildung 101
 — Kantenstellung 67
 — Lagerung in den Plastiden 64 ff.
 — Sichtbarkeit 52, 67, 113
 — Vakuolen der Plastiden 102, 109
 — Wirkung auf Reduktion der
 Plastiden 56
 — Wirkung auf Verhalten der Pla-
 stiden 67
 Stärkebildung, Beziehung zu Va-
 kuolen 101
 Streifungen der Plastiden 115 ff.
 Stroma, farbloses 113
 Struktur der Plastiden 59 ff.
 — bei Formänderungen 28
 Strukturwechsel 58 ff.
Struthiopteris 81, 82
 suractivité der Plastiden 26, 129
 Synärese 100
 Systrophe der Plastiden 9, 34 ff., 36,
 70
 — des Protoplasmas 93
 Teilung der Plastiden 25 ff., 47 ff.,
 129, 130
 — inäquale 49 ff.
 — normale 51 ff.
 — Richtung 52 ff.
 — unvollkommene 49, 54

- Temnogyra* 73
 Temperatur, Wirkung auf die Plastiden 29 ff., 33, 80, 93, 107, 109, 122
Tinantia 106, 108
 Tonoplast, Deformation 32
 — Plastidenvakuolen 100, 102, 103
 Tordierungen der Plastiden 3
 Trauma, Wirkung auf Plastiden 80
Trichomanes 80, 113, 127
Tropaeolum 56
Tulipa 107, 108, 111, 113
Tussilago 26

 Ultraschall, Wirkung auf Plastiden 33, 102
 ultraviolette Licht, Form der Plastiden 33
 — — Fusion der Plastiden 81
 — — Lipophanerose 113
 — — Wirkung auf Plastiden 120, 121
Urginea 43
Uromyces 84

 vacuoles amylogènes 101
 Vakuolen der Plastiden, Aggregatzustand 110
 — Bersten 102
 — Form 98
 — Größe 107 ff.
 — Inhaltskörper 102
 — osmotisches Verhalten 103
 — Tonoplast 102
 — Ultrafärbung 99
 — Wirkung auf Plastidenform 73 ff., 121
 — Zahl 101
 Vakuolenhülle, Deformation 32
 Vakuolisierung der Plastiden 84 ff., 120
Vallisneria 70, 86, 109
Valonia 28

Vaucheria 16, 27, 40, 75, 104
 velo plasmico 84
Veltheimia 101
 Verdauung von Plastiden 127
 Verjüngung der Plastiden 83
 — der Zellen 53
 vertizillate Plastiden 24
 Verwundung, Wirkung auf die Lage der Plastiden 28
 Verzweigung der Plastiden 16 ff., 18 ff.
 Vesiculisierung 109
Viola 70
 Viruskrankheiten der Plastiden 83
 Vitalfärbung der Vakuolen der Plastiden 99

 Wachstumsleistungen, abnorme, der Plastiden 10
 Wasser, Wirkung auf Plastiden 31 ff., 61, 75, 101, 104, 107—109
 Windungsrichtung der Schraubenspiralen 13

 x-bodies 125

Zea 26, 102, 129
 Zellform, Wirkung auf Plastiden 12
 Zellkern, modellierende Wirkung auf Plastiden 74
 — Umhüllung von Plastiden 34
 — Wirkung auf amöboiden Formwechsel der Plastiden 41
 zelluloseartige Degeneration der Plastiden 124
 Zentrifugenbehandlung 4, 5, 6, 22 ff., 51, 121
 Zerfall der Plastiden 92 ff.
 „Zilien“ der Plastiden 76
 Zwangsformen der Plastiden 2 ff.
Zygnema 4, 6, 22—25, 35, 36, 37, 40, 54, 69, 97
 Zygosporien, Plastiden 105 ff.

Autorenregister

- | | |
|---|---|
| Batalin 127 | Famin 108 |
| Beauverie 46, 47, 57, 61, 62, 79—81,
84, 102, 104, 107, 108, 111—113,
124 | Faull 75, 76 |
| Berthold 11, 39, 44, 90, 116, 118 | Frank, B. 66 |
| Biebl 45, 51, 52 | Frommann 59 |
| Biedermann 70, 122 | |
| Bredow 59 | Geitler 59 |
| Briosi 59 | Gerassimoff 27 |
| Bruno 84 | Gicklhorn 32—34, 43 |
| Buscalioni 84 | Gilles 73, 74 |
| | Goeppert 60, 109 |
| | Gratzy-Wardenegg 81—83 |
| | Greb 102 |
| | Griessmeyer 127 |
| Chadefaud 3, 19, 39, 40, 59, 60, 97,
98, 109 | Guilliermond 3, 59, 61, 84, 108, 109,
111, 112 |
| Chien 34 | |
| Chmielewsky 105 | Haan 129 |
| Chodat 59 | Haberlandt 50, 56, 80, 118 |
| Cohn, F. 60, 109 | Harvey 102 |
| Cornet 26, 81, 104, 112, 113, 129 | Hassack 108 |
| Crato 42, 43 | Hein 57, 83 |
| Czurda 57 | Heinzerling 55, 69 |
| | Heitz 43, 51, 59, 61, 64, 113, 119,
130 |
| Dalitzsch 108 | Hofmeister, L. 92 |
| Dangeard, P.-A. 69 | Hofmeister, W. 59, 110, 116, 117 |
| Darbishire 44 | Hubert 59, 101 |
| Dehnecke 102 | |
| Dejdar 33, 34 | Irving 60 |
| Doflein 55 | Israel 32 |
| Doutreligne 59—61, 102, 119 | |
| Dufrénoy 26, 55, 57, 66, 125, 129 | Jaretsky 61 |
| Dusi 55 | |
| | Karatschewsky 128 |
| Engelmann 108 | Karsten 55 |
| Eyster 26, 27, 57 | Kasanowsky 13, 18—20 |

- Kassmann 51
 Kergomard 33
 Klebs 31, 56, 117—119
 Klemm 28
 Kny 32, 103
 Körnicke 108
 Kolkwitz 19
 Köhlhorn 56
 Kümmler 57
 Kurssanow 69
 Küster 3, 6, 8—12, 14, 16—20, 24,
 26, 28, 32, 37, 40—42, 44, 46, 53,
 54, 55, 57, 59, 60, 64, 66, 68, 100,
 102, 106, 108, 115, 118, 124, 125,
 128
 Lapicque 33
 Lepeschkin 33, 59, 75, 83, 97, 122
 Lewis 72
 Liebalddt 59—61, 70, 71, 77, 79, 81,
 125, 129
 Lloyd 61
 Loomis 102
 Loui, v. 42
 Lubimenko 124
 Lwoff 55
 Magdeburg 12, 46
 Maige 85, 96, 101
 Mangenot 3, 61, 108, 109, 111
 Marchal, El. & Em. 27
 McAllister 61, 70
 Menke 59, 64, 125
 Meyer, A. 56, 59, 66, 107, 110, 111,
 130
 Michaelis 29
 Mieke 8
 Mikosch 130
 Möbius 25
 Mohl, v. 102, 109
 Molisch 56, 103
 Montfort 80, 127
 Nadson 120, 121
 Nägeli 33, 109
 Némec 8
 Neydel 80, 127
 Nobbe 66
 Noll, A. 111
 Noll, F. 19, 43
 Pantanelli 57, 127
 Pelluet 57
 Pfitzer 9, 124
 Plantefol 3, 61, 108, 109, 111
 Ponomarew 16, 59, 81, 103, 104
 Price 59
 Priestley 60, 124
 Pringsheim, N. 18, 33, 59, 127
 Reed 57, 66
 Reinhard, H. 17, 26, 50—53
 Reinke 124
 Rice 128
 Rischkow 128, 129
 Rochline 120, 121
 Rosanoff 116—119
 Rothert 27, 40
 Sachs 56, 59
 Sauvageau 43
 Savelli 129
 Scarth 34, 35, 64
 Schaarschmidt 30, 76
 Scherrer 54
 Schimper, A. F. W. 59, 66, 107, 108,
 112, 116, 117
 Schmitz 59, 116, 117
 Schönleber 32—35
 Schürhoff 57
 Schultze, M. 9
 Schumacher, W. 42, 56, 57
 Schwartz, W. & H. 3, 15, 16, 124
 Schwarz, Fr. 59, 104, 105, 110,
 119
 Schwarz, W. 26, 83
 Senn 26, 29—31, 43, 60, 84
 Sharp 61
 Smith, E. 26

Sorokin 83
Spencer le Moore 39
Stahl 29, 30
Strasburger 108

Timiriazeff 60
Timpe 57
Tischler 8
Tschirch 59, 77, 80

Ullrich 56
Uspenski 11

Verrier 26
Vries, de 30, 33, 34

Vöchting 65, 67
Volkonsky 112

Weber, F. 64, 119, 121, 125
Weier 59, 61, 68, 81, 102
Went, F. A. F. C. 103, 106
Wieler 60, 84
Winkler 27
Wisselingh, v. 69
Woods 128

Zimmermann, A. 57, 108
Zirkle 57, 60, 109, 129
Zumstein 55

Date Due

MAY CIRCULATE

MAY 17 1940



QH591

40-856

P 946

v.13 Protoplasma-monographien

AUTHOR

TITLE

QH591 Protoplasma-monographien 40-856
P 946
v. 13

University of Hawaii Library

RULES

1. Books may be kept two weeks and may be renewed once for the same period, except 7 day books and magazines.
2. A fine of two cents a day will be charged on each book which is not returned according to the above rule. No book will be issued to any person incurring such a fine until it has been paid.
3. All injuries to books, beyond reasonable wear, and all losses shall be made good to the satisfaction of the librarian.
4. Each borrower is held responsible for all books drawn on his card and for all fines accruing on the same.



